

Ленинградский Ордена Ленина государственный
университет им. А.А.Жданова
(каф. цитологии и гистологии)
Дальневосточный государственный университет
(лаб. цитологии)

А Н И С И М О В А.П.

ЦИТОХИМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПОЛОВОЙ
ТРУБКИ САМОК ASCARIS SUUM

/ Дипломная работа /

25/VI - 1968 г.
1. апр.

Руководители:

чл.корр. АМН СССР, проф.

МАКАРОВ П.В.

к.б.н., доц. САПЕЛКИН А.А.

Владивосток-Ленинград

1968

Автор сердечно благодарен и глубоко признателен профессору ЖИНКИНУ ЛЬВУ НИКОЛАЕВИЧУ, который принял руководство над темой почти в самом начале работы и сделал возможным её выполнение. Автор также искренне благодарен профессору ЗАВАРЗИНУ АЛЕКСЕЮ АЛЕКСЕЕВИЧУ за неоценимую помощь в практическом осуществлении работы. Автор сохранит самые добрые чувства и наилучшие воспоминания о коллективе кафедры цитологии и гистологии Ленинградского университета, где он так многому научился и с которым очень трудно расставаться.

О Г Л А В Л Е Н И Е

	Стр.
ВВЕДЕНИЕ	1-2
ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	3-7
МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ	8-10
РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	11-29
Яичник	12-15
Зона ван Бенедена	15-18
Яйцевод	19-22
Семеприемник	22-24
Матка	24-28
Влагалище	28-29
ОБСУЖДЕНИЕ	30-38
ВЫВОДЫ	39-41
ЛИТЕРАТУРА	42-45
ПРИЛОЖЕНИЕ /микрофотографии, таблицы/.	

ВВЕДЕНИЕ

Половая система аскариды, благодаря особенностям её морфологии, представляет большой интерес для цитологических исследований, поскольку сама половая трубка состоит из следующих один за другим отделов с различным строением их стенок.

Тем не менее, работ по гистологическому и цитологическому изучению половых путей аскариды не так уж много, и наиболее капитальные из них выполнены ещё в прошлом веке. К тому же результаты этих работ зачастую носят противоречивый характер.

Недостаточно изучен этот объект современными цитологическими и цитохимическими методами. Применение радиоактивных изотопов при изучении клеточной физиологии паразитов ограничивается пока лишь чисто биохимическими исследованиями (Rogers, 1962). Так, изотоп C^{14} был успешно применен для изучения фиксации CO_2 у *Heteracis gallinae*, образования летучих жирных кислот и метаболизма глюкозы у *Ascaris lumbricoides* и т.п. В то же время, такой точный цитохимический метод, как гистоавторадиография, вообще не применялся для изучения клеточного метаболизма гельминтов, если не считать сообщение Беланжера (Belanger, 1960) о накоплении радиоактивного сульфата трематодами, случайно обнаруженными у лягушки.

Поэтому основная задача настоящей работы сводится именно к цитохимической характеристике стенок половой трубки аскариды. Исследование проведено по всем отделам, при

этом представляло интерес сравнить цитохимические особенности и роль разных отделов половой системы аскариды в формировании яйцеклеток. Кроме обычных гистохимических методов, мы использовали метод авторадииграфии (применялись S^{35} -сульфат натрия и H^3 -глицин), что позволило выявить динамику синтеза, накопления и выведения синтезированных продуктов различными клетками, выстилающими половые пути аскариды.

Ввиду отсутствия в литературе единого представления о микроструктуре некоторых отделов половой системы аскарид, цитохимическому анализу в нашей работе предшествовало изучение общего гистологического строения половой трубки.

Очевидно, что, кроме общебиологического, аскарида представляет большой интерес как объект-паразит. Достаточно сказать, что почти все работы, связанные с изучением морфологии, гистохимии, биохимии и физиологии аскарид, выполнены именно паразитологами. Такое внимание гельминтологов к этому объекту вполне понятно. Общеизвестен тот огромный вред, который причиняют аскариды и другие паразитические нематоды здоровью людей и сельскохозяйственным животным (см. Скрябин и Шульц, 1931, 1937; Подъяпольская и Капустин, 1958).

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В ряде монографий, учебников и руководств описывается строение половых органов различных представителей аскаридат на примере *Ascaris lumbricoides*, *Parascaris equorum* или *Ascaris suum*.

Половая система самок этих аскарид состоит из двух длинных трубок, которые проксимально сливаются вместе и образуют влагалище, открывающееся половым отверстием на брюшной стороне передней трети тела. Кроме влагалища, на половой трубке в дистальном направлении различают следующие парные органы: матка, семеприемник, яйцевод и яичник, слепо заканчивающийся в полости тела аскариды (Мозговой, 1953).

Сапёлкин и Анисимов (1967, in lit. a), произведя подробное морфологическое исследование половой системы аскариды, выделили в самостоятельный отдел переходную зону между яичником и яйцеводом, показав её морфологическую обособленность от соседних отделов. Эта часть трубки была названа зоной ван Бенедена (см. ниже). Таким образом, была установлена четкая морфологическая граница между яичником и яйцеводом, а также определены абсолютные и относительные размеры всех отделов половой системы аскариды.

В гистологической и цитологической литературе встречаются лишь единичные работы, где рассматривается строение половой трубки *Ascaris suum* (Prestage, 1960; Пуляевская и Балагина, 1965). Однако, последние авторы указывают на полное сходство микроскопического строения

половых трубок *Ascaris suum* и *Ascaris lumbricoides*, а в зарубежной литературе даже принято считать свиную аскариду вариацией вида *Ascaris lumbricoides* (*A. lumbricoides* var. *suum*).

Видимо, это сходство в общих чертах свойственно многим из исследованных аскаридат, о чём можно судить по работам, выполненным разными авторами, исследовавшими гистологию половой системы гельминтов этого подотряда:

Ascaris lumbricoides (Leuckart, 1876 и др.), *Parascaris equorum* (van Beneden, 1883; Zacharias, 1913 и др.), *Toxascaris leonina* (Пуляевская и Балагина, 1965).

При описании половой системы аскаридат отмечается наличие бесструктурной мембраны соединительнотканного происхождения, одевающей всю половую трубку. Влагалище, матка и яйцевод, кроме того, имеют еще два слоя — мускульный и эпителиальный. Эпителий влагалища покрыт толстой кутикулой. В матке мускульный слой образован кольцевидно расположенными волокнами, а в яйцеводе — продольными волокнами. Эпителиальный слой представлен однорядным пластом клеток в матке и синцитиально связанными клетками в яйцеводе.

В яичнике авторы отмечают, кроме бесструктурной мембраны, только один слой, о природе которого нет единого мнения. Так, например, ван Бенеден (van Beneden, 1883) и Захариас (Zacharias, 1913) считают, что этот слой состоит из волокон продольной мускулатуры. Другие же авторы (Nussbaum, 1884; Гофман, 1937; Пуляевская и Балагина, 1965) описывают его как эпителиальный. Второго мнения придерживаются и авторы некоторых руководств (Абрикосов и др., 1937; Иванов и др., 1941).

При электрономикроскопическом изучении яичника свиной аскариды (*Prestage*, 1960) в эпителиальных клетках было обнаружено очень много митохондрий. Кроме того, в верхних отделах зоны роста яичника в эпителиальных клетках встречаются крупные секреторные пузырьки, содержащие гликоген. Ядра клеток имеют вытянутую форму с длинной осью, параллельной оси яичника.

Очень интересный факт был отмечен ван Бенеденом (*van Beneden*, 1883), который впервые описал гистологическое строение половой трубки лошадиной аскариды. Там, где яичник переходит в яйцевод, на поверхности трубки он нашел мелкие складки, которые считал наружными кольцами кутикулярного слоя (мембраны). Однако, Пуляевская и Балагина (1965) ставят под сомнение реальность этих образований и предполагают, что отмеченная ван Бенеденом особая структура переходной зоны является артефактом, возникающим при недостаточном расправлении срезов. Сапёлкин и Анисимов (*in lit. 5*) при гистологическом изучении половой системы свиной аскариды (как на срезах, так и на тотальных препаратах) подтвердили наблюдения, сделанные ван Бенеденом, и показали специфическое строение переходной зоны. Именно этот отдел и был назван зоной ван Бенедена.

Имеющиеся в литературе данные по гистохимии половой трубки аскарид очень немногочисленны и носят отрывочный характер. В обширном исследовании Кемнитц (*Kemnitz*, 1912) обнаружил у *Ascaris Lumbricoides* большое количество гликогена в стенках дистального отдела яичника. В средних отделах концентрация гликогена уменьшается, а ближе к яйцеводу эпи-

телиальные клетки яичника не содержат гликогена. Также и клетки стенки матки большей частью свободны от гликогена. В яйцеклетках Кемнитц наблюдал обратную картину: постепенное увеличение концентрации гликогена по мере роста ооцитов.

Пуляевская и Балагина (1965) исследовали содержание и топографию распределения ДНК в ядрах эпителиальных клеток яичника, яйцевода и матки у *Ascaris lumbricoides*, *A. suum* и *Toxascaris leonina*. У первых двух видов получены совершенно сходные результаты. Ядра эпителиальных клеток яичника небогаты хроматином, ДНК образует небольшие скопления в центре или по краям ядра. В яйцеводе ядра более богаты хроматином, содержат относительно большое количество ДНК, которая в виде мелких гранул распространена по всему ядру. Каждая клетка матки обычно имеет только одно крупное ядро, богатое хроматином. Ядра содержат большое количество ДНК, концентрирующейся, чаще всего, ближе к центру ядра.

Некоторое представление о химизме процессов, происходящих в половых путях аскариды, дают работы, в которых исследовалось формирование яйцевых оболочек (Monné, 1963; Саката Рокуро, 1964). Дифинитивная яйцевая скорлупа, состоящая из комплекса хитин-белок, образуется в результате включения в первичную скорлупу особых крупных шаров цитоплазмы яйца. Вещество этих шаров у *Ascaris suum* идентифицируется как кератиноподобный белок. Таким образом, первичная и вторичная оболочки яйца являются производными цитоплазмы самой яйцеклетки. Предполагается, что третичная оболочка формируется из продуктов, секретиромых эпителием матки. По своей природе она является протеиновой и содержит связанные полифенолы.

Так как работ по автордиографическому изучению метаболизма аскарид мы не нашли, то в заключение остаётся сделать несколько замечаний относительно специфичности выбранных нами меченых предшественников.

Уже в первых работах по изучению метаболизма серы было показано значительное накопление S^{35} тканями, в которых присутствуют сульфомукополисахариды (*Odeblad & Boström*, 1952). Включение сульфата в другие серусодержащие вещества (таурин, метионин, цистин) настолько мало по сравнению с включением в хондроитинсерную кислоту (*Boström & Åqvist*, 1952), что им вполне можно пренебречь при оценке специфичности этого предшественника в отношении сульфатированных полисахаридов.

Обширная литература по включению S^{35} -сульфата натрия в различные органы позвоночных животных обобщена Дживиатковским (*Dziewiatkowski*, 1958). Радиоактивная сера через 12-24 часа избирательно накапливается в коже, хряще, слизистой кишечника, медиальном слое стенки аорты и т.д.

Предшественниками белкового синтеза являются, как известно, меченые аминокислоты. Мы не знаем специфичности белков, входящих в состав стенок половой трубки аскариды, поэтому в опытах использовалась одна из наиболее распространенных аминокислот - глицин, которым очень богаты протеиноиды - коллаген, эластин, кератин, фиброин (см., напр., Савронь, 1966). Участие их в формировании яйцевых оболочек можно считать вполне вероятным.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучались половые трубки самок *Ascaris suum* Goeze, 1782 (аскариды свиной). Аскариды, полученные на мясокомбинате при забое свиней, доставлялись в лабораторию в термосе и культивировались при 37° в растворе Рингер-Локка с добавлением глюкозы до 4г на л. При длительном содержании аскарид подкармливали кипяченым молоком (см. Кротов, 1961).

В ванночке с теплым физиологическим раствором производили вскрытие полости тела аскариды со спинной стороны; отделяли, расправляли и фиксировали половую трубку. Затем вырезали определенные участки её отделов: дистальный, средний и проксимальный фрагменты яичника, зону ван Бенедена, среднюю часть яйцевода, семеприемник, дистальный, средний и проксимальный фрагменты матки и влагалище.

Из фиксирующих жидкостей использовали 5% формалин, жидкости Ценкера, Карнуа, Жандра, Бранка-Васюточкина, а также осиев^Мый фиксатор. Материал заливали в парафин. Срезы толщиной 6-8 мк при общих морфологических исследованиях окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну, гематоксилином Эрлиха с эозином и по Маллори.

Были применены также некоторые основные гистохимические методы (Пирс, 1962). Распределение нуклеиновых кислот выявляли реакцией Фельгена, окраской по Унна и галлоцианином по Эйнарсону с обработкой контрольных срезов РНК -зой. Для изучения белков использовали окраску прочным

зелёным при pH 2.2, а также некоторые характерные реакции: на тирозин, триптофан, гистидин по Даниелли, на сульфгидрильные группы по Баррнету и Зелигману. Наличие и локализацию полисахаридов определяли с помощью ШИК-реакции, контрольные срезы при этом обрабатывали птналином в течение 1 часа при 37°; для выявления кислых полисахаридов применяли альциановый синий. В качестве теста на кератиноподобные белки использовали основной коричневый в специальной промисси Шубич (1963).

Гистоавторадиографические исследования проведены с двумя предшественниками: S^{35} -сульфат натрия - на сульфополисахариды, H^3 -глицин - на белки. Изотопы вводили аскаридам в полость тела инъекцией через кутикулу на расстоянии 1-2 см от вульвы в сторону орального конца тела.

S^{35} -сульфат вводили в дозе 2 мкс на 1 г веса животного, H^3 -глицин - 3 мкс на г.

Материал фиксировали жидкостью Карнуа в течение 1 часа через различные сроки после введения изотопа: 5, 15 минут, 1, 3, 6 и 24 часа. В опытах с S^{35} -сульфатом на каждый срок брали по 2 аскариды, в опытах с H^3 -глицином - по 3 (всего 30 аскарид). Материал заливали в парафин по общепринятой методике. Срезы толщиной 5 мк после депарафинирования покрывали ядерной эмульсией типа "Р". В случае с S^{35} , кроме того, наносили желатиновый подслои. Препараты с S^{35} -сульфатом натрия экспонировали при + 4° в течение 30 дней, с H^3 -глицином - 25 дней. После проявления препараты окрашивали гемалаун-эозином, обезвоживали и заключали в дамаровую смолу по обычной методике.

Количественная характеристика интенсивности включения изотопов выражалась в количестве треков (для S^{35} -сульфата) или зерен серебра (для H^3 -глицина) на 84 мк^2 поверхности среза. В каждом отделе половой трубки подсчет производили с 2-5 срезов - в каждом срезе от 50 до 200 квадратов (по 84 мк^2), в зависимости от интенсивности и равномерности распределения метки. В таблицах (см. приложение) приведены средние арифметические величины.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Мембрана, одевающая половую трубку снаружи, на всем её протяжении обладает одинаковыми гистохимическими свойствами. Она интенсивно красится на суммарные белки прочным зелёным, даёт положительную реакцию на тирозин, триптофан и гистидин, а также на тиоловые группы. В состав мембраны входит белок, имеющий кератиновую природу (окраска основным коричневым). Кроме того, мембрана ШИК - положительна как до обработки, так и после обработки птиалином, а также даёт слабую окраску альциановым синим. Следовательно, мембрана содержит кислые полисахариды.

Все это подтверждает соединительнотканную природу мембраны.

В яйцевом, семеприемнике, матке и влагалище сразу же под мембраной располагается мышечный слой, по разному выраженный в разных отделах. В яйцевом и семеприемнике мышечные клетки располагаются в разных направлениях по отношению к оси трубки. В матке они имеют только поперечное расположение. Мускулатура влагалища развита гораздо сильнее, чем в предыдущих отделах. Мышечные клетки здесь располагаются в несколько слоёв и имеют как поперечное, так и косое направление.

Морфологически и цитохимически мышечные клетки всех перечисленных отделов принципиально ничем не отличаются. Миофибриллы образуют сократимую часть клетки, обращенную к эпителиальному слою половой трубки. Они не

обнаруживают поперечной исчерченности, интенсивно красятся на белки и дают положительные реакции с ДД и по Даниэлли. Так называемая, плазматическая часть мышечной клетки, прилегающая к соединительнотканной мембране, не содержит миофибрилл. Здесь отмечена слабая концентрация белков и РНК, а также большое количество гликогена, оформленного в крупные зёрна. В плазматической части находится круглое ядро с 1-2 ядрышками.

Основное внимание при изучении половой трубки аскариды мы уделяли эпителиальным выстилкам стенок, ибо именно эпителии участвуют в формировании той среды, в которой происходит развитие яйцеклеток. Далее будут подробно рассмотрены только эпителиальные слои различных отделов половой трубки.

Я и ч н и к

С внутренней стороны к мембране, одевающей яичник, примыкает второй слой, природа которого до сих пор окончательно не установлена. На косых и продольных срезах любой части яичника отчетливо видны волокна, идущие параллельно друг другу вдоль трубки (фото 1,2). Ширина их в дистальном отделе 4-5 мк, а в проксимальном отделе 5-7 мк; на поперечных срезах высота их соответственно составляет 3-5 и 4-7 мк. Соседние волокна разделены свободным пространством шириной около 3-4 мк. В волокнах хорошо видны ядра вытянуто-овальной или палочковидной формы, характерные для клеток и волокон мышечной ткани млекопитающих. Иногда на продоль-

ных срезах можно обнаружить постепенно сужающиеся концы волокон.

Морфологически описанная структура никак не похожа на эпителиальные клетки, хотя на поперечных срезах довольно сходно имитирует их, что, видимо, дало повод некоторым авторам говорить о наличии в стенке яичника эпителия. Однако, мы не находим здесь характерного для эпителия пласта клеток. Этот слой образован очень длинными волокнами, содержащими по несколько ядер, что придаёт им характер симпластов.

Реакция Фельгена и галлоцианин выявляют в ядрах симпластических волокон яичника типичную сеть ДНК, состоящую из мелких глыбок и перекладин. Кроме таких длинных ядер с хорошо выраженной хроматиновой сетью, иногда можно встретить разбухшие, округленные ядра. ДНК в них не образует сеть, а диффузно распределена по всему ядру. В волокнах зоны размножения и верхнего конца зоны роста можно видеть типичные картины amitotического деления таких разбухших ядер (фото 3).

РНК обнаруживается как в хроматине ядер, так и в цитоплазме волокон. Какой-либо закономерности в её распределении обнаружить не удастся. Концентрация РНК в цитоплазме волокон на всем протяжении яичника довольно высокая (фото 1).

Очень интенсивно и равномерно по всей цитоплазме окрашиваются волокна и на белки. Концентрация тирозина, триптофана, гистидина и SH-групп в белках волокон превосходит концентрацию их в ооцитах и рахисе. При окрасках на белки выявляется мелкозернистая структура цитоплазмы, в

то же время на косых срезах волокон можно обнаружить фибриллярные структуры (фото 2). Повидимому, они занимают лишь самую базальную часть волокон. Часто в цитоплазме встречаются секреторные вакуоли, подходящие к апикальной поверхности (фото 1).

Содержание гликогена в волокнах более или менее постоянно только в дистальных отделах яичника, т.е. в зоне размножения и в начале зоны роста. Здесь всегда получается очень интенсивная ШИК-реакция. Что касается волокон среднего и проксимального отделов яичника, то в них содержание гликогена может быть самым различным — от очень значительного до почти полного отсутствия. Если оценивать интенсивность ШИК-реакции в дистальном, среднем и проксимальном отделах яичника по 5-бальной системе (очень условно), то, например, у четырех исследованных аскарид получим следующее: 5-3-1; 5-1-0; 5-3-5; 5-0-4. В яйцеклетках же, независимо от этих различий, у всех аскарид прослеживается вполне закономерное изменение концентрации гликогена: от полного отсутствия в зоне размножения до очень высокой концентрации в конце яичника (0-3-5).

При обработке срезов птналином и волокна и ооциты становятся ШИК-отрицательными. При окраске альциановым синим наличие кислых полисахаридов не обнаруживается.

На радиоавтографах регистрируется лишь незначительное число треков над цитоплазмой волокон. Так, после введения меченого сульфата удалось только через 6 часов наблюдать очень небольшое включение его в цитоплазму волокон. Слабое включение H^3 -глицина происходит через 1 час; через

3 часа интенсивность метки, возможно, несколько увеличивается, а затем снова падает. Количественное определение интенсивности включения предшественников в яичнике мы не проводили, так как включение было очень незначительно и непостоянно.

Таким образом, волокна яичника, очевидно, секретируют небольшое количество мукопротеида, служащего "смазкой" между продвигающимися ооцитами и стенкой яичника. Фибриллярные структуры в волокнах могут выполнять либо сократительную функцию, либо опорную, придавая прочность и эластичность стенкам половой трубки.

З о н а в а н Б е н е д е н а

Стенка зоны ван Бенедена выстлана продольными симпластическими образованиями шириной около 7-15 мк, базальные поверхности которых имеют сложные древовидные выросты высотой около 50 мк. Внешняя мембрана половой трубки тесно прилегает к базальной поверхности симпластических волокон, точно копируя форму древовидных выростов (фото 4,6). В результате, снаружи половой трубки возникают поперечные складки, очень плотно следующие друг за другом. Апикальная поверхность симпластов обращена в просвет, непосредственно к ооцитам.

Ядра симпластов зоны ван Бенедена расположены часто группами по 5-7 в центральной части волокна. Как и в яичнике, они имеют различную форму и объем. Особенно хорошо это видно при окраске препаратов по Фёльгену. Обнаруживаемые этой реакцией концентрации ДНК в различных ядрах симпласта также весьма различны (фото 4). Веретеновидные ядра

имеют типичную хроматиновую сеть, в округленных ядрах сеть более редкая. Встречаются и сильно разбухшие ядра округлой формы с едва заметным фёлген-положительным материалом, расплывленным по всему объёму ядра.

Цитоплазма симпластов даёт очень интенсивную окраску на РНК. Её максимальная концентрация может приходиться на апикальную половину симпласта или на его середину. В апикальной половине обнаруживается максимальная концентрация белков (прочный зелёный). Они дают весьма интенсивную реакцию на тирозин, триптофан, гистидин, а также на SH-группы (фото 5-7).

Совершенно противоположный характер распределения имеет гликоген. Он заполняет древовидные выросты и всю центральную часть симпластического волокна. Апикальная половина даёт лишь слабую ШИК-положительную реакцию. После обработки срезов птиалином апикальная половина симпласта остается ШИК-положительной в той же степени, в то время как интенсивно окрашенная прежде базальная половина становится ШИК-отрицательной (фото 8,9). Видимо, в апикальной части содержатся какие-то негликогеновые полисахариды.

При различных окрасках можно видеть отделение секрета с поверхности симпластических волокон. В дистальной половине зоны ван Бенедена, где ооциты ещё плотно прилегают к стенкам трубки, секрет отделяется в виде струек, распространяющихся между оболочками ооцитов. Там же, где связь между ооцитами уже отсутствует, и они отделены от стенок трубки свободным пространством, секрет отделяется от апикальной поверхности волокон в форме капель различной величины.

Секрет проявляет те же гистохимические качества, что и апикальная цитоплазма симпластов, и является, очевидно, гликопротеидом.

Окраска альциановым синим не выявляет в симпластах кислых полисахаридов, тем не менее авторадиграфические данные показывают, что кислые полисахариды, в частности сульфополисахариды, синтезируются в зоне ^{ван} Бенедена.

В опытах с S^{35} -сульфатом натрия первое включение изотопа в симпласты зоны ^{ван} Бенедена было зарегистрировано через 6 часов после его введения животным (табл.1; рис.1; фото 11). Из двух аскарид, зафиксированных через 24 часа после инъекции сульфата, только у одной достоверно обнаружена радиоактивность в зоне ^{ван} Бенедена. У второй аскариды число треков над срезом не отличалось от фона. Если учитывать этот последний результат, то получается кривая, характеризующаяся быстрым подъемом максимума радиоактивности к 6 часам и медленным последующим падением к 24 часам (рис.1).

Интересен тот факт, что альциановый синий не выявляет в симпластах зоны ^{ван} Бенедена кислых полисахаридов, в то время как включение сульфата свидетельствует о синтезе сульфомукополисахаридов. Такое, кажущееся на первый взгляд, несоответствие можно объяснить, во-первых, незначительным количеством синтезируемого мукоида; во-вторых, относительно быстрым его выведением из симпластов и разбавлением в просвете половой трубки.

Включение H^3 -глицина указывает на то, что в зоне ^{ван} Бенедена, помимо сульфополисахаридов, синтезируются и белки (табл. 2; рис.4). Первое появление радиоактивности (оно

же максимальное) наблюдается через 3 часа после введения животным меченого глицина (фото 12 а). К 6 часам интенсивность метки снижается и через 24 часа остается на том же уровне.

Через 6 и 24 часа можно наблюдать зерна серебра над просветом трубки и в непосредственной близости от апикальной поверхности симпластов (фото 12 б). Это свидетельствует о выведении синтезированных белков в полость половой трубки.

Таким образом, зона ван Бенедена является секреторной областью, продуцирующей мукопротеид. Это и понятно — освобождение яйцеклеток от рахиса, которым они были связаны в яичнике, их округление и обособление друг от друга требует значительного увеличения массы межклеточного вещества. Избыток постоянно секретируемого симпластами зоны ван Бенедена коллоида изливается непосредственно в яйцевод, увлекая за собой ооциты, которые к этому времени уже закончили стадию роста и готовы к оплодотворению. Возможно, что перемещение ооцитов в яйцевод обеспечивается в какой-то степени и контрактильностью симпластов зоны ван Бенедена. При различных окрасках иногда обнаруживается продольная фибриллярная структурированность цитоплазмы симпластов в их центральной части (фото 10).

Большое количество гликогена и наличие фибрилл даёт основание предположить, что симпласты зоны ван Бенедена выполняют, помимо секреторной, и сократительную функцию. В таком случае их можно отнести к категории миепителиальных элементов.

Яйцевод

Просвет яйцевода выстлан одним слоем эпителиальных клеток. Форма клеток находится в определенной зависимости от диаметра трубки. Это становится понятным, если учесть два обстоятельства: во-первых, диаметр трубки зависит, в свою очередь, от степени сокращения мышечных клеток; во-вторых, боковые поверхности соседних эпителиальных клеток контактируют друг с другом на сравнительно небольшом протяжении в их базальной части. Если мышечные клетки в данном участке яйцевода находятся в сокращенном состоянии, эпителиальные клетки имеют высокопризматическую форму. При растяжении стенки половой трубки, за счет расслабления мышечных клеток, форма эпителиальных клеток, естественно, изменяется - эпителий становится очень низким, распластанным, с плохо выраженными клеточными границами. Видимо, на основании этих картин некоторые авторы и описывают его как синцитий.

Клетки имеют довольно крупные ядра, располагающиеся в базальной половине. Очень часто встречаются клетки с двумя ядрами, реже с тремя, а в одном случае обнаружена клетка с четырьмя ядрами, лежащими цепочкой друг за другом. ДНК обычно распределена равномерно по всему ядру в виде густой зернистости (фото 13).

Эпителиальные клетки интенсивно продуцируют и выделяют в просвет яйцевода секрет. Экструзия может происходить типично макроапокриново, с отрывом всей апикальной части клетки (фото 14), или же отделением сразу нескольких более мелких капель (фото 15). Секрет интенсивно

красится на суммарные белки и на отдельные аминокислоты: тирозин, триптофан, гистидин. Белки дают положительную реакцию и на SH-группы (фото 14-16). По-видимому, с секретом уходит и часть РНК цитоплазмы, которая в высокой концентрации обнаруживается по всей клетке, в том числе и в её апикальной части.

В цитоплазме очень часто можно видеть вакуоли, содержащие по одной крупной плотной грануле (фото 13,16,17). В состав этих гранул входит белок, который по содержанию перечисленных выше аминокислот и тиоловых групп не отличается от секреторного белка. Гранулы остаются слабо ШИК-положительными после ферментативной обработки, следовательно они содержат какой-то пнтиалиноустойчивый полисахарид. Таким образом, содержимое вакуолей является гликопротеидом.

Чаше всего заключенные в вакуоли гранулы встречаются в базальной и средней частях клетки, изредка в апикальной. Возможно, что содержимое вакуолей в апикальной зоне клетки освобождается и включается в состав секреторного продукта.

Пнтиалиноустойчивые полисахариды находятся также и в просвете яйцевода (фото 17). Цитоплазма эпителиальных клеток богата гликогеном, который при фиксации смещается в апикальном направлении.

В эпителий яйцевода очень медленно и в небольших количествах включается меченный сульфат натрия (табл.1; рис. 2). Радиоактивность обнаруживается только через 6 часов после инъекции аскаридам изотопа. Причем, у одной аскариды можно наблюдать лишь отдельные группы зерен серебра в базальной части некоторых клеток. У второй аска-

ряды включение было более интенсивным, но все же с явным преимуществом в базальной половине клеток (фото 18 а). Через 24 часа так же у одной аскариды среднее количество треков над клетками не отличалось от фона, а у другой включение было вполне очевидным. К этому сроку радиоактивность появляется уже и над просветом яйцевода (фото 18 б).

Таким образом, в эпителии яйцевода идет слабый синтез сульфополисахаридов и их выведение в просвет половой трубки. Отметим, что и здесь, как и в зоне ^{сам} Бенедена, альциановый синий не выявляет кислых полисахаридов, тем не менее более чувствительный метод авторadiографии регистрирует их присутствие и динамику.

Полученные с помощью цитохимических окрасок представление о секреции белка вполне подтверждается и в значительной степени дополняется авторadiографическими данными (табл. 2; рис.5).

Уже через 5 мин. после введения животным H^3 -глицина включенный в состав белка изотоп концентрируется в мелких вакуолях и более обширных полостях цитоплазмы клеток (фото 19). Эти обособленные полости, содержащие меченый белок, обычно локализуются в базальной и центральной части клеток, ближе к ядру. Мелкие вакуоли и каналцы, заключающие по 2-3 зерна серебра, можно обнаружить в самых различных участках клетки, от базальной до апикальной поверхности. Через 15 мин. не удастся зарегистрировать каких-либо локальных включений - метка встречается над мелкими вакуолями (по 1-2 зерна) и редко по всей цитоплазме (отдельными зернами). Через 1 час отмечается уже довольно интенсивное включение по всей цитоплазме, причем в базальной половине плот-

ность зерен примерно в 2 раза выше, чем в апикальной.

К 3 часам интенсивность синтеза достигает максимума (фото 20 а), при этом активность базальной части клеток и здесь остается более высокой, чем в апикальной части, но уже не в 2, а в 1,5 раза. К 6 часам концентрация зерен серебра более или менее выравнивается по всей клетке (фото 20 б), а общее включение снижается почти до половины максимума и остается ^{почти} неизменным до 24 часов.

На графике показано также нарастание радиоактивности в просвете яйцевода. Около 5 часов после инъекции кривые накопления H^3 -глицина в клетках и в просвете пересекаются. С этого момента концентрация меченого белка в просвете еще немного увеличивается и остается на постоянном уровне, в 2 раза превышающем уровень меченого белка в клетках.

Таким образом, эпителий яйцевода интенсивно продуцирует мукопротеидный секрет, который является промежуточной средой для яйцеклеток в просвете яйцевода. Основную массу секрета составляют белки, и незначительную часть - сульфополисахариды. Кроме того, не исключено, что в состав секрета входят нейтральные полисахариды, отличные от гликогена.

С е м е п р и е м н и к

Гистологически семеприемник осемененной самки аскариды четко отличается от соседних отделов - яйцевода и матки. Почти весь просвет трубки в этом отделе, кроме ее центральной части, заполнен сперматозоидами. Самое характерное

в строении стенок семеприемника то, что эпителиальные клетки приобретают особую форму. Апоикальные концы клеток вытягиваются, их длина достигает $1/2 - 2/3$ радиуса половой трубки. При этом базальные части эпителиальных клеток остаются такими же широкими, как и в яйцеводе, и этими частями соседние клетки плотно прилегают друг к другу. В базальных частях клеток, в преддверии апоикальных выростов, расположены по одному или, очень часто, по два ядра.

Сперматозоиды находятся в тесном контакте с апоикальными выростами клеток, плотно окружая их по всей поверхности.

Семеприемник у неосеменной самки почти ничем не отличается от яйцевода, за исключением, может быть, несколько более булабовидной формой эпителиальных клеток.

Цитохимические различия также очень незначительны. В семеприемнике происходит слабый синтез сульфополисахаридов (табл. 1; рис. 3). Первые включения S^{35} -сульфата зарегистрированы через 6 часов после его введения животным. К 24 часам интенсивность метки несколько возросла.

Начало белкового синтеза характеризуется, как и в яйцеводе, локальным накоплением H^3 -глицина в вакуолях уже через 5 мин. (табл. 2; рис. 6). К 1 часу включение регистрируется по всей цитоплазме с явным преимуществом (более, чем в 2 раза) в ее базальной части. Трехчасовой максимум накопления H^3 -глицина характеризуется снижением этого градиента - разность включения изотопа в базальную и апоикальную зоны клетки составляет 1,4. К 6 часам градиент исчезает, интенсивность синтеза незначительно снижается и остается на таком же уровне к 24 часам.

Появление метки в просвете регистрируется только через 3 часа. К 6 часам радиоактивность в просвете достигает своего максимума, который уже превышает плотность 6-часового включения в клетках. Этот максимум удерживается, видимо, без существенных изменений до 24 часов.

Очевидно, семеприемник как морфологически выраженный отдел возникает у самки аскариды лишь при ее осеменении в проксимальном отделе яйцевода и является частью этого яйцевода, принявшей на себя новую функцию. Об этом свидетельствуют цитохимические особенности семеприемника, когда он заполнен спермиями. В частности, у осеменной аскариды, зафиксированной через 24 часа после введения H^3 -глицина, обнаружена очень высокая радиоактивность в эпителиальных клетках и очень низкая в просвете. Вся апикальная поверхность клеток была как-бы "блокирована" сперматозоидами. Этот результат мы не учитывали при построении графика динамики включения и выведения H^3 -глицина. Цитохимические особенности семеприемника, когда он функционирует именно как семеприемник, заслуживают специального исследования и в этой работе не рассматриваются.

М а т к а

Эпителиальные клетки матки лежат отдельно друг от друга и при рассмотрении в плане представляют вид шестигранников, вытянутых вдоль оси половой трубки. Длина клеток (250-300 мк) превышает их ширину (100-130 мк) в 2 - 2,5 раза. Форма клеток очень своеобразная - центральная часть их апикальной поверхности значительно припод-

ната, образуя очень крупную шапочку (фото 21). Такая форма эпителиальных клеток матки довольно постоянна, и на тотальных препаратах апикальные шапочки видны на каждой клетке. Поэтому вряд ли можно думать, что эти шапочки являются секреторными, к тому же на серийных срезах не удастся проследить их полного отрыва.

Структурная организация цитоплазмы эпителиальных клеток матки очень сложна и непостоянна. В ней часто видны крупные вакуоли, которые, сливаясь, могут образовывать обширные полости разной формы: от плоской до правильной сферической. У самой апикальной поверхности клетки часто располагаются непрерывной цепочкой более мелкие вакуоли (фото 21). Иногда можно заметить, что они открываются в просвет матки. Таким образом, и эпителий матки является секреторным. Выведение секрета происходит, очевидно, по мерокриновому типу.

В проксимальном ^{первом} конце матки, ближе к влагалищу, цитоплазма эпителиальных клеток бывает сильно вакуолизирована. Клетки становятся плоскими и гораздо бледнее окрашиваются всеми красителями.

На тотальных препаратах в каждой клетке обнаруживается по два ядра, расположенные одно за другим по длинной оси клетки. На поперечных же срезах можно видеть только одно ядро, и то не всегда. Ядра содержат, как правило, по несколько ядрышек (от 1-2 до 5-6 на срезе). Распределение ДНК в ядрах, как и в яйцевом, равномерное по всей площади среза, в виде мелкой густой зернистости.

Эпителиальные клетки матки содержат очень много РНК, которая равномерно заполняет всю цитоплазму, исклю-

чая вакуоли. В проксимальном отделе матки концентрация РНК в клетках значительно ниже, чем в дистальном и среднем отделах, но равномерное распределение ее по цитоплазме сохраняется (фото 22).

Вся цитоплазма клеток дает интенсивную окраску на суммарные белки и очень яркие реакции на тирозин, триптофан, гистидин и SH-группы. Наиболее интенсивно окрашиваются упомянутые выше апикальные шапочки. У самой апикальной поверхности клеток основной коричневый выявляет в виде зернистости кератиноподобный белок (фото 23).

Содержание гликогена в эпителии матки весьма значительно. После обработки срезов птиалином в апикальной зоне клеток обнаруживается небольшое количество ШИК-положительного материала (фото 24).

В просвете матки и непосредственно в составе третичных яйцевых оболочек находится белок, проявляющий те же гистохимические качества, что и белок эпителиальных клеток. Содержимое просвета и оболочек, кроме того, дает интенсивную ШИК-реакцию после переваривания гликогена. Яйцевые оболочки окрашиваются более интенсивно, чем цитоплазма эпителиальных клеток. Особенно характерно это в отношении окраски на кератиноподобные белки и ШИК-реакции. Та и другая еще проявляются в эпителии, но вполне отчетливо - в третичных оболочках (фото 23, 24).

Связывать положительную ШИК-реакцию с наличием каких-то негликогеновых полисахаридов в данном случае можно лишь с большой оговоркой, имея в виду, что ШИК-положительными могут быть и кератиноподобные белки (см. напр., Трайнис, 1967). К тому же, не только альциановый синий, но даже

и S^{35} -сульфат не обнаруживает здесь кислых полисахаридов.

Прямим подтверждением участия эпителия матки в формировании яйцевых оболочек являются автордиографические данные о накоплении и выведении H^3 -глицина (табл.2; рис.7).

Первые признаки включения изотопа в белки цитоплазмы обнаружены лишь у одной из трех аскарид через 15 мин. Метка появляется сразу во всей цитоплазме, без какой-либо избирательности в том или ином ее участке. К 3 часам накопления H^3 -глицина в клетках достигает максимума, причем распределение метки сохраняется равномерным по всему объему клетки. Если в дистальном и среднем отделах матки интенсивность включения примерно одинаковая, то в ее конце (проксимальный отдел) 3-часовой пик в 2 раза превосходит соответствующие максимумы верхних отделов (рис.7,9; фото 25). К 6 часам наблюдается быстрый спад радиоактивности в эпителии по всей длине матки, и к 24 часам она остается почти неизменной.

Через 3 часа после введения животным изотопа уже можно наблюдать поступление меченого белка в просвет матки. Плотность зерен между яйцеклетками в дистальном отделе матки уже значительно больше, чем в эпителии этого отдела, в середине матки радиоактивность между яйцами несколько меньше, чем в эпителии, а ближе к влагалищу она совсем незначительна. Еще через 3 часа интенсивность метки в дистальном отделе снижается, тогда как в среднем и проксимальном отделах продолжает нарастать. К 24 часам в просвете матки регистрируется такое положение: в дистальном отделе радиоактивность несколько возросла, в среднем - значительно возросла, а в проксимальном она, напротив, снизилась по срав-

нению с 6-часовым включением (рис.7).

Как видно, динамика накопления меченого белка в просвете матки довольно сложная. Очевидно, это можно объяснить перемещением меченых продуктов по половой трубке. Более подробно на этом вопросе мы остановимся в следующей главе.

Но самое важное, на что нужно обратить внимание, - это намечающаяся избирательная локализация метки вокруг яйцевых оболочек в нижней половине матки к 6 часам и окончательная ее конденсация в оболочках к 24 часам (фото 26). Таким образом, мы непосредственно наблюдаем построение третичной оболочки яйца из меченого белка - продукта секреторной деятельности эпителия матки.

В л а г а л и щ е

Часть половой трубки, где проксимальный отдел матки переходит во влагалище, характеризуется очень выраженной сменой эпителиальных пластов. Вместо вакуолизированных клеток появляются новые крупные клетки с мелкозернистой цитоплазмой. Постепенно они целиком вытесняют маточный эпителий (фото 27).

Ядра клеток мельче, чем в матке, но характер распределения в них ДНК тот же. Цитоплазма красится на белки и дает положительную реакцию с ДДД и по Даниелли. Содержание РНК в эпителии влагалища очень незначительно. Как и в матке, здесь выявляется большое количество гликогена. После обработки птиалином цитоплазма становится ШИК-отрицательной.

С апикальной поверхности эпителиальные клетки покрыты очень толстым слоем, так называемой, кутикулы (фото 27). Это совершенно гомогенная, часто вакуолизированная масса. Она довольно интенсивно красится прочным зеленым на суммарные белки, но, в отличие от эпителия, совершенно не дает реакций на тирозин, триптофан, гистидин и SH-группы. Кроме того, кутикула красится основным коричневым на кератин.

S^{35} -сульфат натрия в эпителий влагалища не включается. Синтез белка характеризуется плавным подъемом кривой включения H^3 -глицина к 3 часам (максимум) и таким же плавным падением к 6 часам. Через 24 часа после введения изотопа интенсивность метки еще незначительно снижается (табл. 2; рис. 8). Достоверного включения H^3 -глицина в кутикулу мы не наблюдаем.

Можно лишь предполагать, что кутикула является производным эпителия влагалища. У взрослой аскариды — это уже сформировавшийся пласт, белки которого обмениваются очень медленно.

На рис. 1 - 8 по оси абсцисс - время после введения аскаридам меченого предшественника (в часах), по оси ординат - количество треков на 84 мк² площади среза.

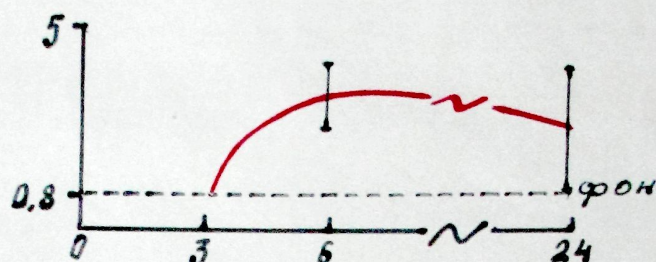


Рис. 1. Динамика включения S^{35} -сульфата натрия в симпласты зоны ван Бенедена.

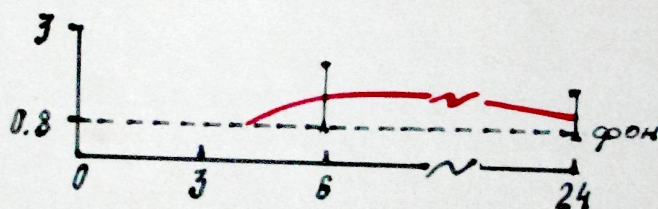


Рис. 2. Динамика включения S^{35} -сульфата натрия в эпителий яйцевода.

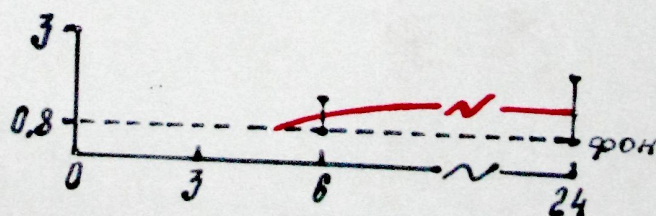


Рис. 3. Динамика включения S^{35} -сульфата натрия в эпителий семеприемника.

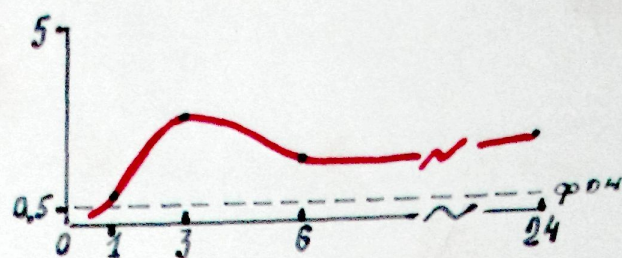


Рис. 4. Динамика включения H^3 -глицина в симпласты зоны ван Бенедена.

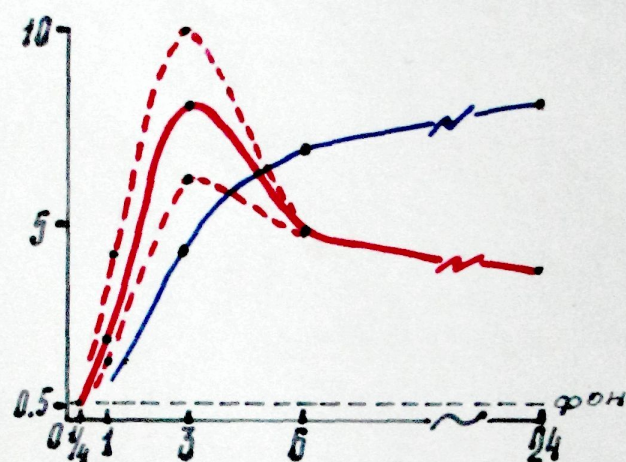


Рис. 5. Динамика включения H^3 -глицина в эпителий яйцевода (красным) и накопления меченого белка в просвете (синим). Пунктиром обозначено включение H^3 -глицина в базальную (верхняя кривая) и апикальную (нижняя кривая) половины клетки.

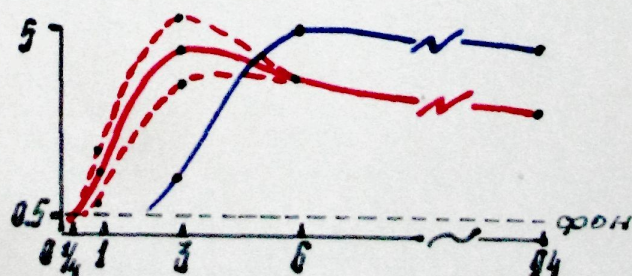


Рис. 6. Динамика включения H^3 -глицина в эпителий семеприемника и накопления меченого белка в просвете (обозначения те же, что и на рис. 5).

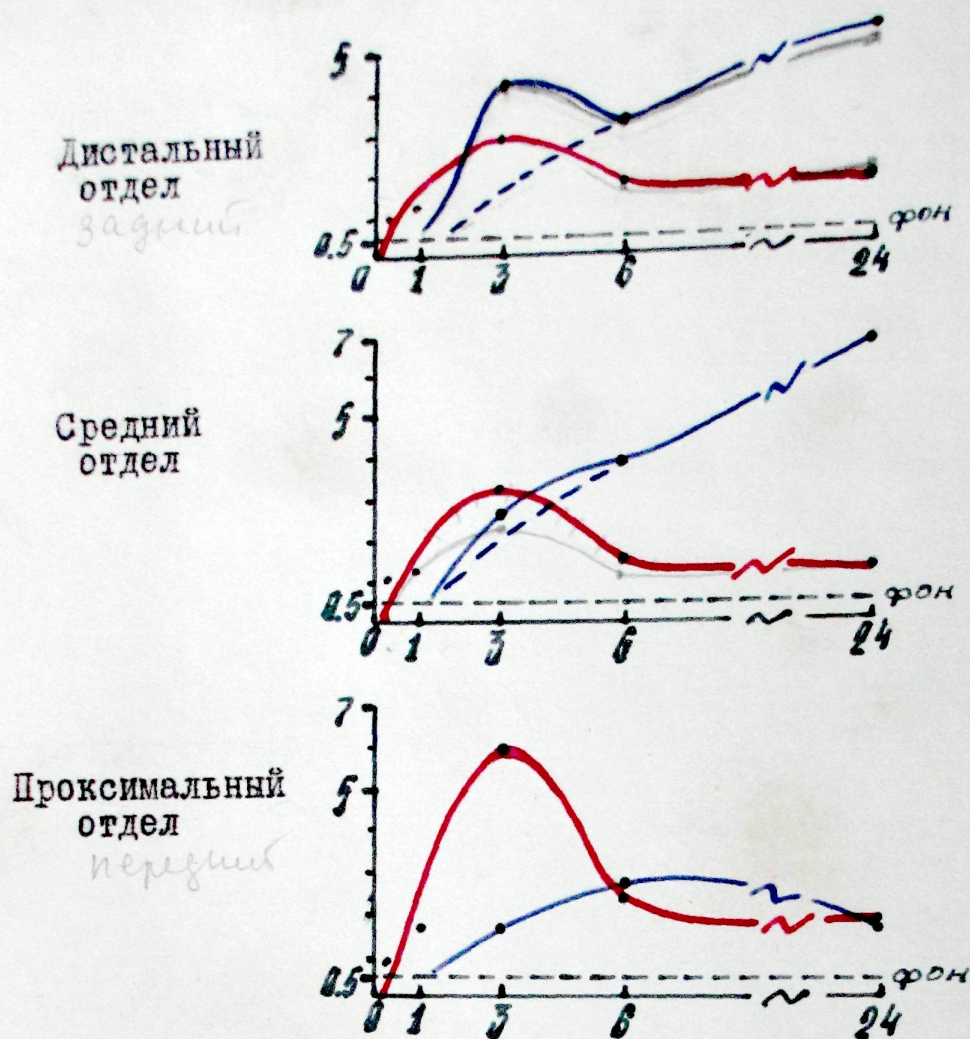


Рис. 7. Динамика включения H^3 -глицина в эпителий матки (красным) и накопления меченого белка в просвете (синим). Пунктиром обозначено предполагаемое выведение секрета собственно эпителием матки.

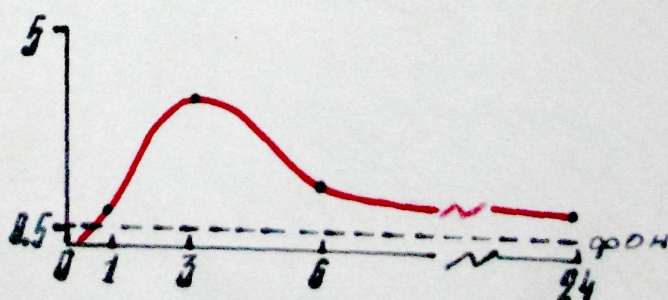


Рис. 8. Динамика включения H^3 -глицина в эпителий влагалища.

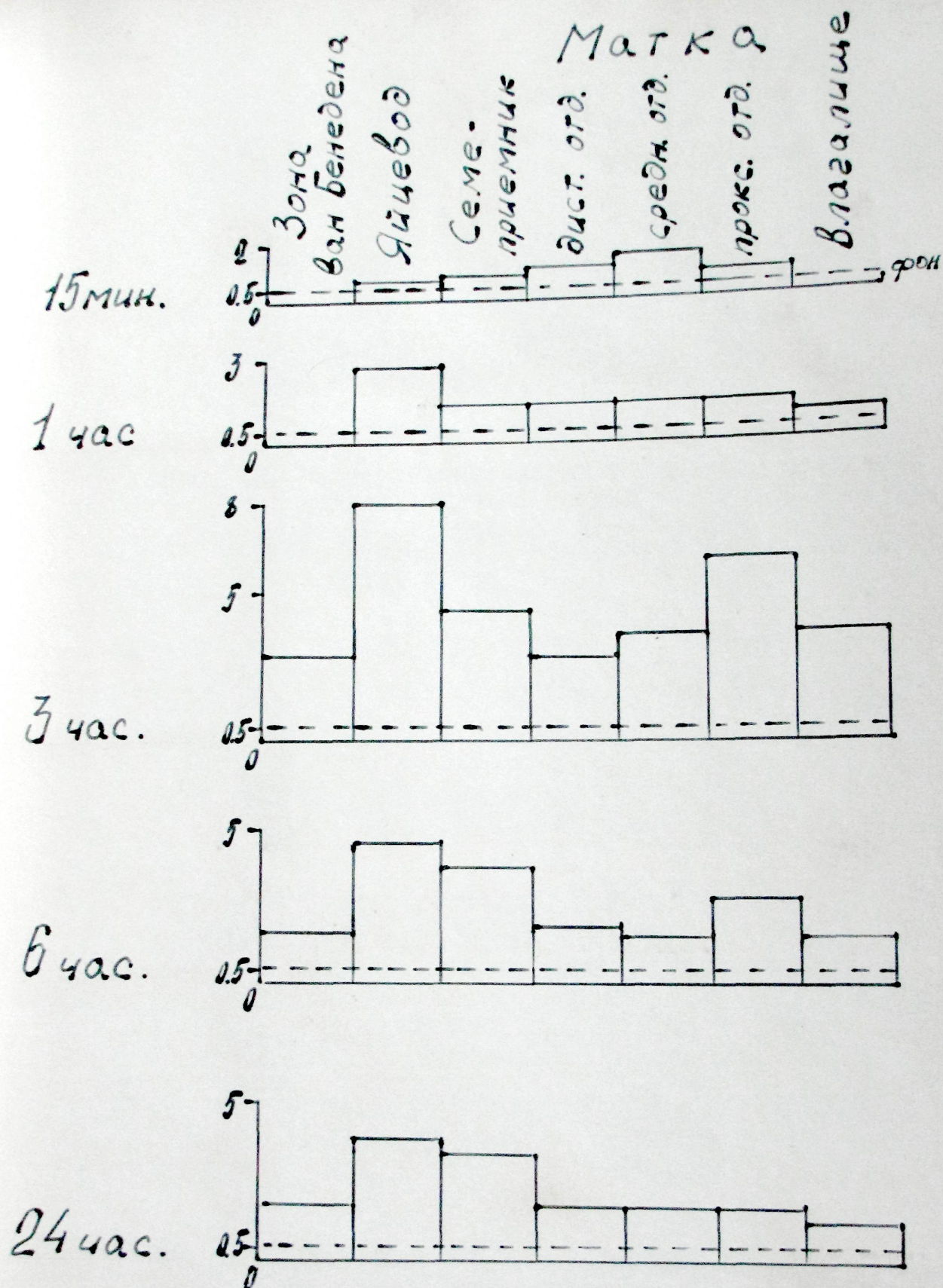


Рис. 9. Распределение метки, включенной в эпителий, по различным отделам половой трубки на разных сроках после введения H^3 -глицина. По вертикали — количество треков на 84 мк^2 площади среза.

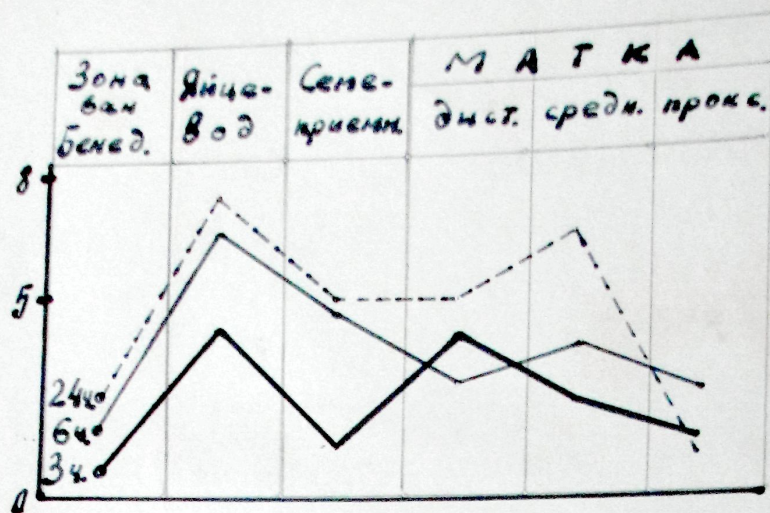


Рис. 10. Распределение метки в просвете различных отделов половой трубки через 3, 6 и 24 часа после введения H^3 -глицина. По вертикали — количество треков на $84\mu\text{м}^2$ площади среза.

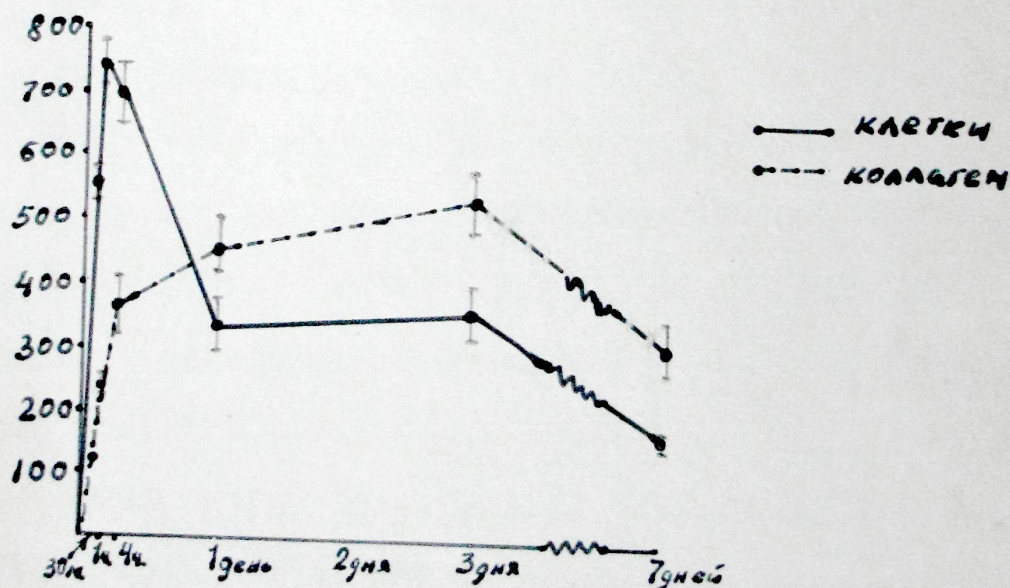


Рис. 11. Включение H^3 -пролина в фибробласты и внеклеточный коллаген морских свинок. По оси абсцисс — время после внутрибрюшной инъекции H^3 -пролина, по оси ординат — интенсивность включения (из: Ross, 1965).

О Б С У Ж Д Е Н И Е

Наиболее важное обобщение, которое можно сделать из приведенных данных, заключается в том, что вся половая трубка аскариды является обширной областью секреторной деятельности.

В яичнике на автографах не удалось наблюдать убедительных картин синтеза и, тем более, выведения меченых продуктов - включение S^{35} -сульфата и H^3 -глицина было очень незначительным и не у всех исследованных аскарид. Тем не менее, даже эти единичные включения и морфологически наблюдаемые признаки секреции (образование вакуолей, их непосредственное расположение под апикальной мембраной) позволяют предполагать, что симпластические волокна яичника продуцируют мукоидный секрет. Сам факт секреции был также подтвержден на электроннограммах (*Prestage, 1960*), где убедительно показаны секреторные пузырьки.

В то же время нельзя согласиться, что стенка яичника выстлана эпителиальными клетками. Мы находим здесь очень длинные волокна, содержащие по несколько ядер, что придает им характер симпластов. Считать эти волокна только мышечными - тоже вряд ли будет правильно. Скорее всего, в них сочетается секреторная функция с сократительной или опорной.

Наличие же специфической переходной зоны между яичником и яйцеводом (зона вая Бенедена) не вызывает сомнений.

Вполне очевидно, что симпластические волокна в зоне ван Бенедена гомологичны волокнам яичника и являются их прямым продолжением. Особенно хорошо это видно в том участке половой трубки, ^{где} складчатость ее стенок только начинается и имеет мелкий волнообразный характер. Но буквально миллиметр за миллиметром специфичность структуры симпластов в зоне ван Бенедена становится настолько выраженной, что это наводит на мысль об особой функциональной значимости этого отдела. Такое заключение, вытекающее уже из морфологических наблюдений, вполне подтверждается цитохимическими данными. Сравнивая рис. 1, 2 и 3, можно видеть, что зона ван Бенедена является местом наиболее активного синтеза сульфополисахаридов. Здесь включение S^{35} -сульфата натрия более, чем в 2 раза превосходит включение в яйцеводе и семяприемнике.

С другой стороны, если судить об интенсивности белкового синтеза (по включению H^3 -глицина), то в зоне ван Бенедена, по сравнению с другими отделами, этот синтез идет гораздо слабее (рис. 9).

Таким образом, следуя за продвижением ооцитов по половой трубке аскариды, можно наблюдать изменение специфичности секретируемых стенками трубки продуктов. В яичнике идет, видимо, слабый синтез мукопротеидов, обеспечивающих скольжение ооцитов вдоль стенок трубки. В зоне ван Бенедена освобождение ооцитов от рахиса и обособление их друг от друга требует значительного увеличения объема межклеточной жидкости. Секрет, продуцируемый симпластами зоны ван Бенедена, является мукопротеидом с очень большим (по сравнению с другими отделами) содержанием сульфополисахаридов и меньшей

долей белка. В яйцеводе секрет также остается мукоидным, но соотношение сульфополисахаридов и белка в нем существенно изменяется в пользу последнего. В этой среде происходит оплодотворение яйцеклеток, и далее, в матке, они покрываются третичной белковой оболочкой - продуктом секреторной деятельности эпителиальных клеток матки. Этот секрет уже полностью лишен сульфополисахаридов и представляет белок, проявляющий свойства кератина. Кератин составляет в этом белке, видимо, лишь одну из фракций, так как третичные оболочки яиц показывают интенсивную реакцию на тирозин, триптофан и гистидин - аминокислоты, которых кератины почти не содержат (Савронь, 1966).

Несмотря на сделанную в предыдущем разделе оговорку относительно ШИК-положительной субстанции в секрете маточного эпителия (полисахарид это или кератин), все же можно допустить, что ШИК-реакция после обработки птиалином, которую дают третичные оболочки и коллоид просвета матки, обусловлена нейтральными полисахаридами. Это допущение мы делаем на следующем основании. Помимо третичных оболочек, кератиноподобный белок содержат также большие кортикальные шары цитоплазмы ооцитов до их включения в яйцевую скорлупу и кутикула влагалища. Но ни шары и ни кутикула не дают ШИК-реакцию. Очевидно, так же ШИК-отрицательным может быть и кератин секрета матки, тогда ШИК-позитивность в просвете и в оболочках могут обуславливать нейтральные полисахариды (кислые полисахариды исключаются).

Возможно, что и в зоне ван Бенедена и яйцеводе, наряду с кислыми, в состав секрета входит небольшое количество нейтральных полисахаридов.

Обращает на себя внимание большое содержание гликогена в стенках половой трубки. Многие авторы биохимическими методами также обнаружили большое количество гликогена в тканях кишечных гельминтов. Это понятно, если учесть биохимические особенности аскарид, обитающих в условиях недостатка кислорода. Несмотря на то, что для аскарид доказано аэробное генерирование энергии, все же анаэробный гликогенолиз играет существенную, если не ведущую, роль в энергетическом обеспечении жизненных процессов аскариды (Иванов, 1950; Кротов, 1961, 1963).

Если сравнивать разные отделы половой трубки аскариды по интенсивности белковых синтезов (рис.9), то прежде всего нужно отметить очень быстрый и продуктивный в отношении экспорта синтез белка в эпителии яйцевода. Это единственный отдел (наряду с семеприемником, который можно рассматривать как часть яйцевода), где меченый белок обнаруживается уже через 5 мин. после инъекции аскаридам H^3 -глицина. Концентрация метки к этому сроку в вакуолях и обособленных полостях, которые, очевидно, соответствуют каналам и цистернам эндоплазматической сети, свидетельствует об очень высокой скорости белкового синтеза.

Синтез секреторного белка в эпителии яйцевода начинается, по-видимому, в базальной половине клеток, а затем вновь синтезированный белок перемещается в апикальную половину. Подтверждением этому может быть наблюдаемый базально-апикальный градиент распределения метки на ранних сроках, его последующее снижение и, наконец, исчезновение — к 6 часам метка с одинаковой плотностью распространяется по всей цитоплазме.

В общих чертах такой механизм сходен с общепринятым представлением о синтезе секреторного белка в клетках с выраженной полярностью (см., напр., *van Heyningen*, 1965), но промежуточное накопление секреторного продукта в аппарате Гольджи на наших препаратах наблюдать не удастся. К тому же не были удачными и попытки выявить комплекс Гольджи с помощью осмирования.

Эпителий матки, по сравнению с яйцеводом, медленнее и с меньшей интенсивностью включает H^3 -глицин. Но одно обстоятельство вызывает интерес.

Клетки проксимального отдела матки, в отличие от дистального и среднего отделов, значительно активнее накапливают H^3 -глицин (рис. 7, 9) и в то же время содержат гораздо меньше РНК, которая, как известно, имеет прямое отношение к белковому синтезу (фото 22). Это наводит на мысль о том, что в проксимальном конце матки синтезируются белки, отличные от белков среднего и дистального отделов. Можно представить, что белки проксимального отдела синтезируются менее интенсивно, но они богаче глицином, а белки дистального и среднего отделов синтезируются более активно, но глицина содержат меньше.

В самом деле, белки, формирующие третичную оболочку яиц, богаты тирозином, триптофаном и гистидином, кроме того, они содержат кератиновую фракцию, а значит очень много цистина. Исходя из этого, вполне можно ожидать, что при использовании в качестве меченого предшественника одной из этих аминокислот интенсивность накопления изотопа в дистальном и среднем отделах матки была бы выше, чем в проксимальном, и тогда разный состав белков этих отделов стал бы

вполне очевидным. Именно такой результат получен нами в опытах с введением C^{14} -тирозина, которые, однако, в большей своей части оказались неудачными из-за погрешности в дозировке изотопа и не приведены в работе. Тем не менее, один вывод является бесспорным: в дистальном и среднем отделах матки включение C^{14} -тирозина идет очень активно, в проксимальном же отделе тирозин почти не включается.

Из всего этого следует, что эпителий проксимального отдела матки (этим отделом завершается половая трубка, за ним сразу следует влагалище), по всей вероятности, уже не участвует в формировании третичной оболочки яйца. Секретируемый им белок имеет иной состав, чем белок, продуцируемый большей частью матки, и является той студенистой массой, которой обволакиваются полностью сформированные яйца.

Выведение синтезированных продуктов из эпителиальных клеток в просвет половой трубки наглядно демонстрируется накоплением изотопа в просвете. На рис. 5, 6 и 7 видно характерное пересечение кривых, отображающих динамику включения H^3 -глицина в цитоплазму клеток и выведение его в просвет половой трубки. Аналогичный график с пересечением кривых (рис. 11) был представлен, например, для доказательства синтеза коллагена в фибробластах и его последующего выведения в межклеточное вещество (Ross, 1965).

Однако, при сравнении рис. 5, 6 и 7 в ряду: яйцевод, семеприемник, дистальный, средний и проксимальный отделы матки — отмечается различное положение точки пересечения кривых относительно максимума накопления изотопа в клетках.

Если в яйцеводе, семеприемнике и проксимальном отделе матки пересечение происходит справа от максимума, то в среднем отделе матки точка пересечения кривых и точка максимума почти совпадают, а в дистальном отделе концентрация зерен в просвете начинает превосходить таковую в клетках уже задолго до максимального накопления метки в эпителии. Потом радиоактивность в просвете дистального отдела снижается (к 6 часам) и снова возрастает (к 24 часам).

Пространственное соотношение кривых должно, конечно, в первую очередь отражать интенсивность синтеза и скорость выведения меченых продуктов. В данном же случае, когда мы имеем дело с непрерывной трубкой, это соотношение осложняется за счет перемещения меченых белков по половой трубке. В частности, "атипичный" 3-часовой пик накопления H^3 -глицина в просвете дистального отдела матки может быть обусловлен переместившимся сюда к 3 часам меченым белком из яйцевода. Тогда динамика выведения секрета собственно эпителием дистального отдела матки может быть изображена кривой, обозначенной на рисунке пунктиром. В этом случае точка пересечения кривых заняла бы свое типичное положение. То же самое, но с гораздо меньшим отклонением от полученного результата, можно было бы сделать в отношении кривой накопления H^3 -глицина в просвете среднего отдела матки.

Перемещение массы меченого белка внутри половой трубки особенно наглядно демонстрируется на рис. 10, где три кривые отражают интенсивность метки в просвете разных отделов половой трубки через 3, 6 и 24 часа после введения аскаридам H^3 -глицина. 3-часовое распределение радиоактивности по отделам характеризуется двумя четко выраженными

пиками, приходящимися на яйцевод и дистальный отдел матки. Правый, маточный, пик как раз и обусловлен переместившимся из яйцевода меченым белком, ибо в следующий срок - 6 час. - он смещается в область среднего отдела матки, а на его месте образуется впадина кривой. Вслед за смещением маточного пика, к 6 часам наблюдается также значительное продвижение в том же направлении правого склона пика, образуемого яйцеводом и семеприемником. Создается впечатление, что вся кривая продвигается в проксимальном направлении, т.е. по направлению выхода яиц.

Объяснить очень большой маточный пик верхней кривой (24 час.), который как бы "задержался" в среднем отделе матки, мы затрудняемся. Вполне возможно, что на 24-часовой результат могли повлиять условия культивирования аскарид, которые, конечно, отличаются от физиологической нормы. Поэтому результатам, полученным через 24 часа после введения изотопа мы не придавали особого значения.

В заключение отметим еще одно обстоятельство. При изложении автораддиографических данных мы часто делали оговорки по поводу неодинакового включения изотопа в ткани аскарид, зафиксированных через одно и то же время после ин"екции. Так, например, через 6 часов после введения

S^{35} -сульфата натрия у одной из двух аскарид не было обнаружено достоверных включений в семеприемнике; у одной из двух аскарид, зафиксированных через 24 часа, во всех отделах (в том числе и в зоне ван Бенедена) количество зерен серебра на единицу площади не отличалось от фона. Иногда

получались очень различные результаты и в опытах с H^3 -глицином (см.таблицы). Такая нестабильность результатов может быть обусловлена несколькими причинами. Аскарида - объект, взятый из природы, и не может равняться с линейными лабораторными животными, поэтому - различные экологические условия до взятия в опыт, различный возраст, который невозможно определить, степень половозрелости и, наконец, была ли самка аскариды осеменена - вот основные факторы, обуславливающие в значительной степени метаболическую активность тканей аскариды. Не меньшее значение имеет точная дозировка изотопа эквивалентно весу животного, что при малом объеме тела аскариды представляет значительную трудность и может быть источником ошибок.

В своей работе мы, конечно, старались свести к минимуму влияние всех этих факторов, но считаться с ними все же приходится. Поэтому в количественных характеристиках, представленных в работе, существует определенная погрешность.

ВЫВОДЫ

1. Половая трубка самки аскариды представляет систему органов, важным свойством которых является секреторная деятельность.

2. Внутренний слой стенки яичника образован продольными симпластическими волокнами, продуцирующими в небольшом количестве мукопротеид. Возможно, что секреторная функция волокон яичника сочетается с сократительной или опорной.

3. Симпласты зоны ван Бенедена выделяются оригинальным строением и специфической функцией - в них синтезируются мукопротеиды с большим, по сравнению с другими отделами, содержанием сульфополисахаридов. Секрет, выделяемый симпластами, является промежуточной средой, в которой обособляются друг от друга ооциты, закончившие стадию роста. По-видимому, симпласты зоны ван Бенедена выполняют, кроме секреторной, и сократительную функцию, что может способствовать перемещению ооцитов в яйцевод.

4. Просвет яйцевода выстлан эпителиальными клетками, форма которых очень непостоянна. Эпителий интенсивно продуцирует мукопротеидный секрет, основную массу которого составляют белки и лишь незначительную часть - сульфополисахариды. Не исключено, что в состав секрета входят и нейтральные полисахариды.

5. Цитохимические свойства эпителия семеприемника у неосеменной самки аскариды почти ничем не отличаются от свойств эпителия яйцевода.

6. В эпителиальных клетках дистального и среднего отделов матки синтезируются белки, из которых формируется третичная оболочка яиц. Белковый секрет матки богат тирозином, триптофаном, гистидином, а также содержит фракцию кератиноподобного протеиноида. Очевидно, в состав секрета входят также нейтральные полисахариды.

7. Белок, секретиремый эпителием проксимального отдела матки, имеет иной состав и назначение. По всей вероятности, он не участвует в формировании третичных оболочек, а является той студенистой массой, с которой выделяются полностью сформированные яйца.

8. Эпителий влагалища не проявляет признаков секреторной деятельности. Кутикула, покрывающая эпителиальные клетки сплошным толстым слоем, содержит белки, бедные тирозином, триптофаном, гистидином и SH-группами, но проявляющие свойства кератина.

9. Из всех отделов яйцевод отличается наиболее быстрым и продуктивным синтезом белка - уже через 5 мин. после инъекции H^3 -глицина меченый белок появляется в вакуолях и обособленных полостях. Синтез происходит преимущественно в базальной половине клеток, откуда вновь синтезированный белок перемещается в апикальном направлении и далее выделяется из клеток по макроапокриновому типу. Эпителий матки, по сравнению с яйцеводом, медленнее и с меньшей интенсивностью включает H^3 - глицин. В процессах

синтеза белка здесь одинаково активно участвует вся цитоплазма клетки.

10. Энергетическое обеспечение процессов синтеза и секреции происходит, видимо, в большой степени за счет анаэробного сбраживания гликогена, который в большом количестве содержится в эпителиях половой трубки аскариды.

ЛИТЕРАТУРА

- АБРИКОСОВ Г.Г., БЕКЛЕМИШЕВ В.Н., ДОТЕЛЬ В.А., ЗИНКЕВИЧ Л.А.,
ЛИВАНОВ Н.Н., МУРАВЕЙСКИЙ С.Д., ПАВЛОВСКИЙ Е.Н.,
РЕЗВОЙ П.Д. 1937. Руководство по зоологии, т.1, М-Л:
576-579.
- ГОФМАН Г. 1937. Руководство к практическим занятиям по
сравнительной гистологии. М. - Л.: 50-59.
- ИВАНОВ А.В., ПЕТРУШЕВСКИЙ Г.К., ПОЛЯНСКИЙ Ю.И., СТРЕЛКОВ А.А.
1941. Большой практикум по зоологии беспозвоночных,
ч.1. М.: 285 - 305.
- ИВАНОВ И.И. 1950. Биохимия гельминтов. - Труды гельминто-
логической лаборатории АН СССР, 4 : 139 - 166.
- КРОТОВ А.И. 1961. Экспериментальная терапия гельминтозов. М.
- КРОТОВ А.И. 1963. Биохимия аскарид. - Медицинская паразито-
логия и паразитарные болезни, 32, 4: 483 - 487.
- МОЗГОВОЙ А.А. 1953. Аскариды животных и человека и вы-
зываемые ими заболевания, кн. 1 . Основы нематодоло-
гии, т. II. М.: 7,26 - 29.
- ПИРС Э. 1962. Гистохимия теоретическая и прикладная. М.
- ПОДЪЯПОЛЬСКАЯ В.П., КАПУСТИН В.Ф. 1958. Глистные болезни
человека. М.: 72.
- ПУЛЯЕВСКАЯ Н.В., БАЛАГИНА Г.М. 1965. Сравнительно-гисто-
логические и гистохимические исследования половых
трубок некоторых нематод подотряда *Ascaridata*. -
Вопросы биологии гельминтов и их взаимоотношений
с хозяевами (Труды гельм. лабор. АН СССР), 15:120-126.

САВРОНЬ Е.С. 1966. Биохимия животных. М.: 95-98.

САПЕЛКИН А.А., АНИСИМОВ А.П. 1967. К морфологии половой системы самок *Ascaris suum*. - Тезисы докладов XII научной конференции ДВГУ, ч. 2.

САПЕЛКИН А.А., АНИСИМОВ А.П. *in lit.* а. К морфологии половой системы свиной аскариды.

САПЕЛКИН А.А., АНИСИМОВ А.П. *in lit.* б. К гистологии половой системы самок *Ascaris suum*.

СКРЯБИН К.И., ШУЛЬЦ Р.С. 1931. Гельминтозы человека, ч.П. М.-Л.: 318.

СКРЯБИН К.И., ШУЛЬЦ Р.С. 1937. Ветеринарная паразитология и инвазионные болезни домашних животных, ч.П. Гельминтология. М. : 225.

ТРАЙНИС К.В.А. 1967. Мукополисахариды стенки яйцевода кур-несушек. - Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 53,8 : 102 - 107.

ШУБИЧ М.Г. 1963. Методика гистохимического обнаружения кератина с помощью кислого раствора основного коричневого. - Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 44,6: 114 - 116.

Belanger L.F. 1960. Parasitic Uptake of Radio-sulphate by Trematodes. - Canad. J. Zool., 38: 226-227.

van Beneden E. 1883. L'Appareil sexuel femella de l'*Ascaris megaloccephala*. - de Arch. de Biologie, 4: 95-142.

Bostrom H. & Åqvist S. 1952. Utilization of S^{35} Labelled Sodium Sulphate in the Synthesis of Chondroitin Sulphuric Acid, Taurine, Methionine and Cystine. -

- Acta Chemica Scandinavica*, 6: 1557-1559.
- Dziewiatkowski D.D. 1958. Autoradiographic Studies with S^{35} Sulfate. - *International Review of Cytology*, VII: 159-193.
- van Heyningen H.E. 1965. Secretion of Protein Enzymes by the Acinar Cells of the Rat Pancreas. - *The Use of Radioautography in Investigating Protein Synthesis*. N.Y. - L.
- Kemnitz G. 1912. Die Morphologie des Stoffwechsels bei *Ascaris lumbricoides*. - *Archiv f. Zellforschung*, 7: 463-603.
- Leuckart R. 1876. Die Parasiten des Menschen, 2, Leipzig u. Heidelberg: 1-64.
- Monné L. 1963. On the Formation of the Eggshells of the Ascaroidea, particularly *Toxascaris leonina* Linst. - *Arkiv zool.*, 15, 2-3: 277-284.
- Nussbaum N. 1884. Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifürchung, ein Beitrag zur Lehre der Vererbung. - *Arch. f. mikr. Anat.*, 23: 155-213.
- Odeblad E. & Boström H. 1952. An Autoradiographic Study of the Incorporation of S^{35} -labeled Sodium Sulfate in Different Organs of Adult Rats and Rabbits. - *Acta pathologica et Microbiologica Scandinavica*, 31, 3: 339-344.
- Prestage J.J. 1960. The Fine Structure of the Growth Region of Ovary in *Ascaris lumbricoides* var. suum with Special Reference to the Rachis. - *J. Parasitology*, 46, 1: 69-78.

Rogers W.P. 1962. *The Use of Radioisotopes in the Study of the Biochemistry and Physiology of Parasites.* — *Radioisotopes in Tropical Medicine.* Vienna: 341-351.

Ross R. 1965. *Synthesis and Secretion of Collagen by Fibroblasts in Healing Wounds.* — *The Use of Radioautography in Investigating Protein Synthesis.* New York - London.

Zacharias O. 1893. Über den feineren Bau der Eiröhren von *Ascaris megalocephala*, insbesondere über zwei ausgedehnte Nerven-geflechte in denselben. — *Anat. Anz.*, 43, 8/9: 193-211.

Сакага Рокуро. 1964. Кисэй тюзакү азасси. — *Japan. J. Parasitol.*, 13, 5: 435-447.

П Р И Л О Ж Е Н И Е

(МИКРОФОТОГРАФИИ, ТАБЛИЦЫ)

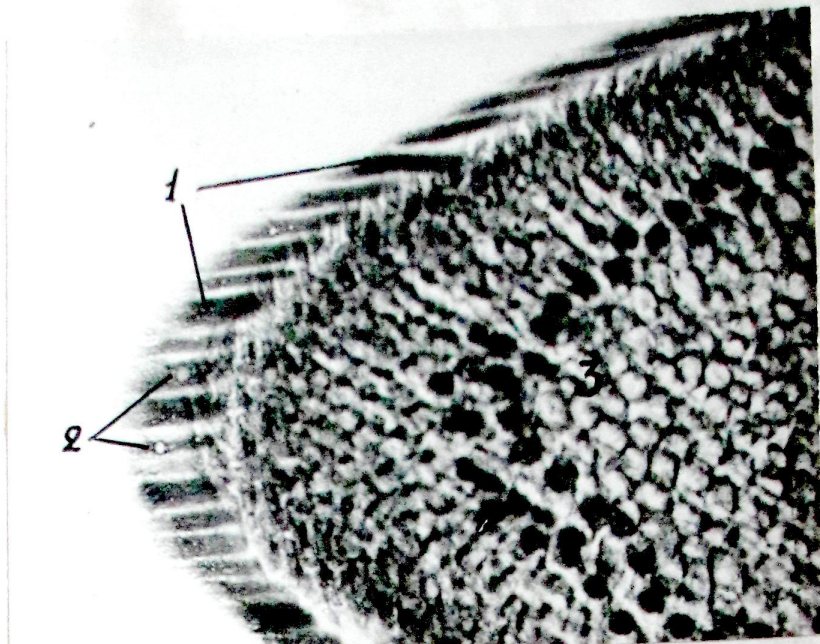


Фото 1. Косой срез яичника; окраска на нуклеиновые кислоты. РНК в симпластических волокнах (1) распределена равномерно по их объему; 2 - секреторные вакуоли; 3 - ооциты. Карнуа, галлоцианин. 40 x 7.

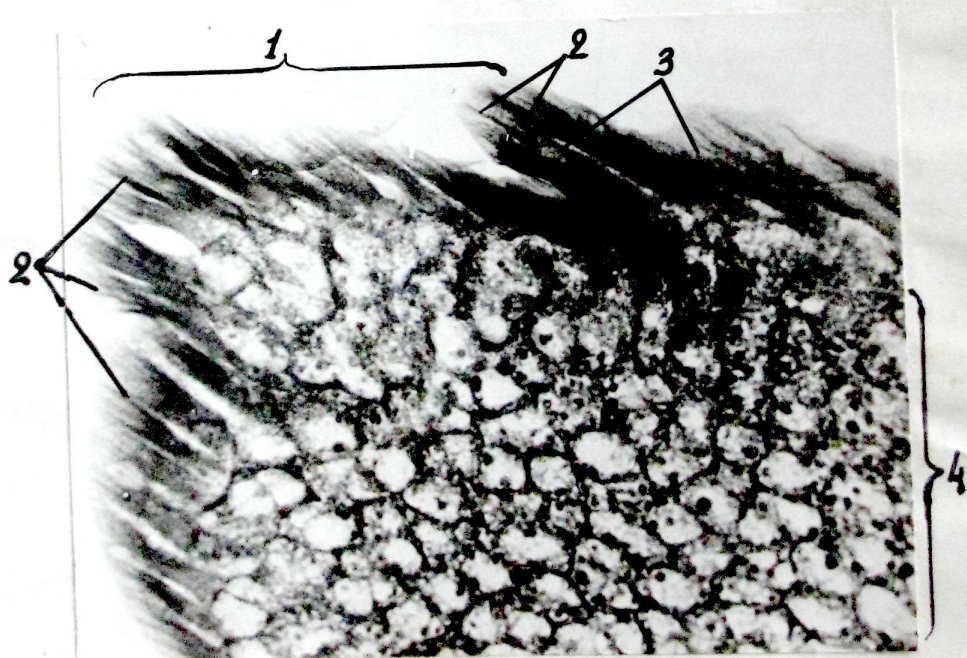


Фото 2. Косой срез яичника; окраска на суммарные белки. В симпластических волокнах (1) видны фибриллы (2) и ядра (3); 4 - ооциты. Спирт-форм., прочный зеленый. 40 x 7.

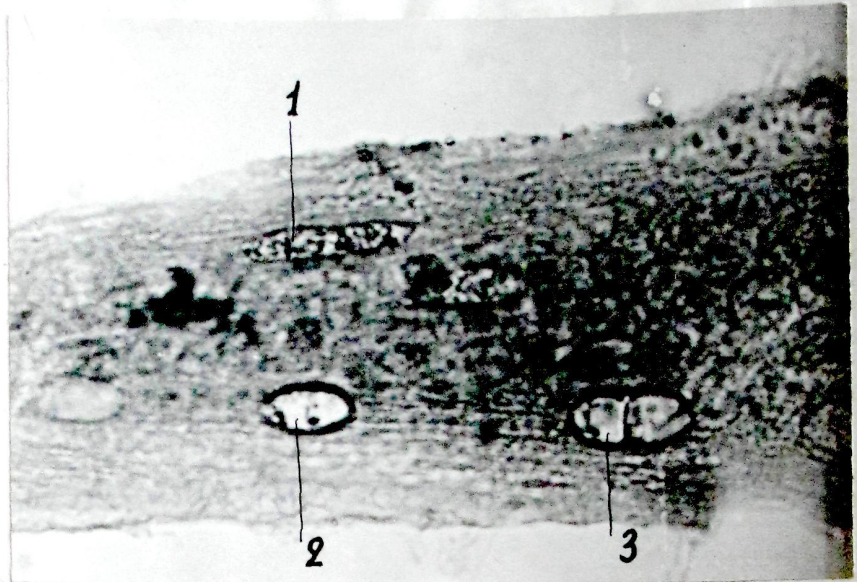


Фото 3. Тангенциальный срез яичника; выявление ДНК. Ядра симпластических волокон имеют различную форму. Наряду с типичным палочковидным ядром (1), в котором ДНК образует сеть, видны разбухшие ядра (2, 3) с пылевидно рассеянной ДНК; одно ядро (3) проявляет признаки amitotического деления.

Карнуа, реакция Фельгена с докраской световым зеленым. 90 x 7.

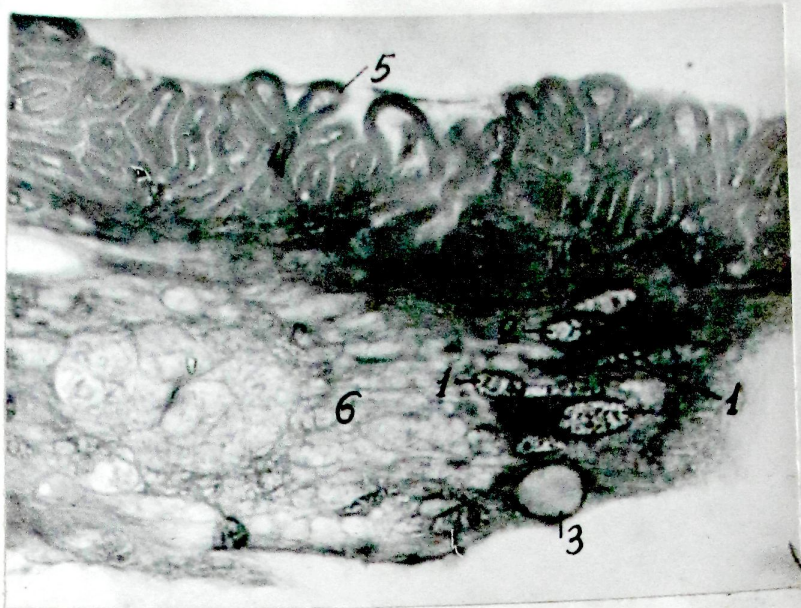


Фото 4. Симпласты зоны ван Бенедена; выявление ДНК. В палочковидных (1) и овальных (2) ядрах ДНК образует сеть; очень разбухшее округленное ядро (3) содержит рассеянную по всему об"ему ДНК; отчетливо видна форма древовидных базальных выростов (4) и одевающая их мембрана (5); 6 - цитоплазма симпласта. Карнуа, реакция Фёльгена с докраской световым зеленым. 90 х 7.

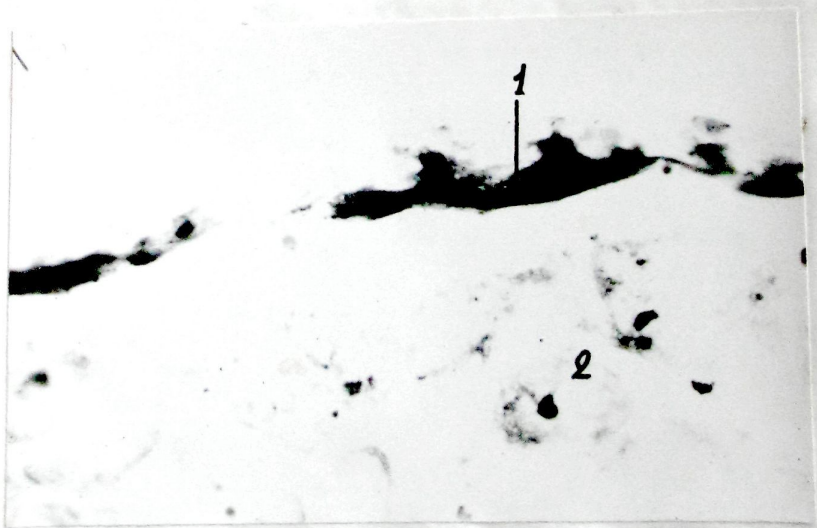


Фото 5. Симпласты зоны ван Бенедена; окраска на нуклеиновые кислоты. РНК в высокой концентрации заполняет всю центральную и апикальную зоны симпласта (1); 2 - ооциты. Карнуа, галлоцианин. 40 х 7.

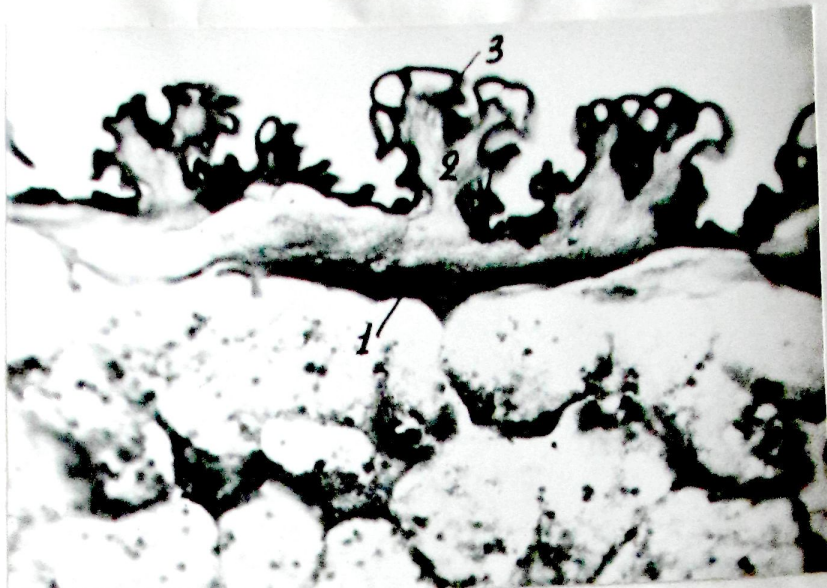


Фото 6. Зона ван Бенедена; окраска на суммарные белки. Максимальная концентрация белка в апикальной части симпласта (1); 2 - древовидные выросты; 3 - наружная мембрана.
Спирт-форм., прочный зеленый. 40 x 7.



Фото 7. Зона ван Бенедена; реакция на SH-группы. Апикальная часть симпластов заполнена секретом (1), который распространяется в виде тонких струек (2) между ооцитами (3).
Карнуа, реакция с ДД. 40 x 7.

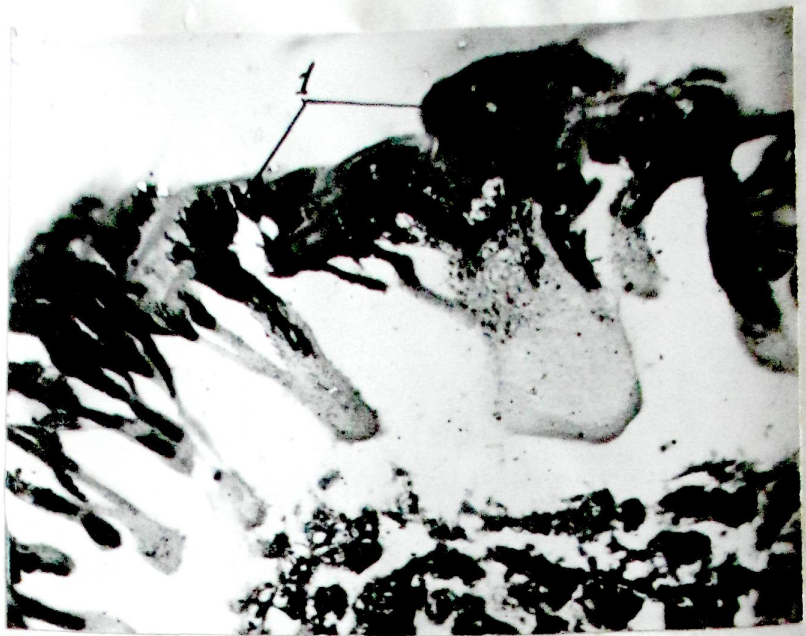


Фото 8. Зона ван Бенедена, косой срез; реакция на полисахариды. В базальной части симпластов (1) в большом количестве содержится гликоген.

Карнуа, ШИК - реакция. 40 x 7.

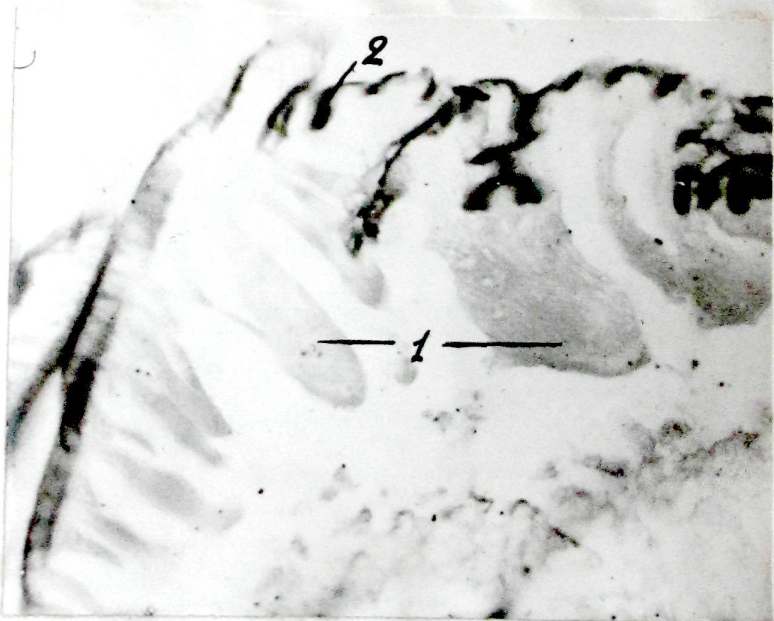


Фото 9. Тот же участок, что и на фото 8; полисахариды, исключая гликоген. Апикальная часть симпластов (1) содержит негликогеновые полисахариды; положительную реакцию дает также наружная мембрана (2).

Карнуа, обработка птиалином, ШИК-реакция. 40x7.

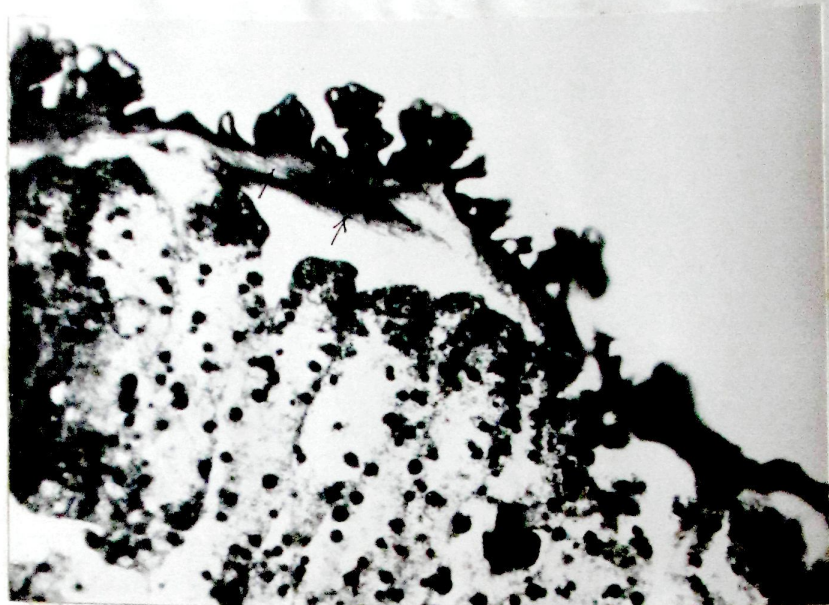


Фото 10. Зана ван Бенедена; Видна фибриллярная структурированность цитоплазмы симпластов (фибриллы указаны стрелками). Осмиевый фиксатор Шампи, жел.гем. 40 x 7.

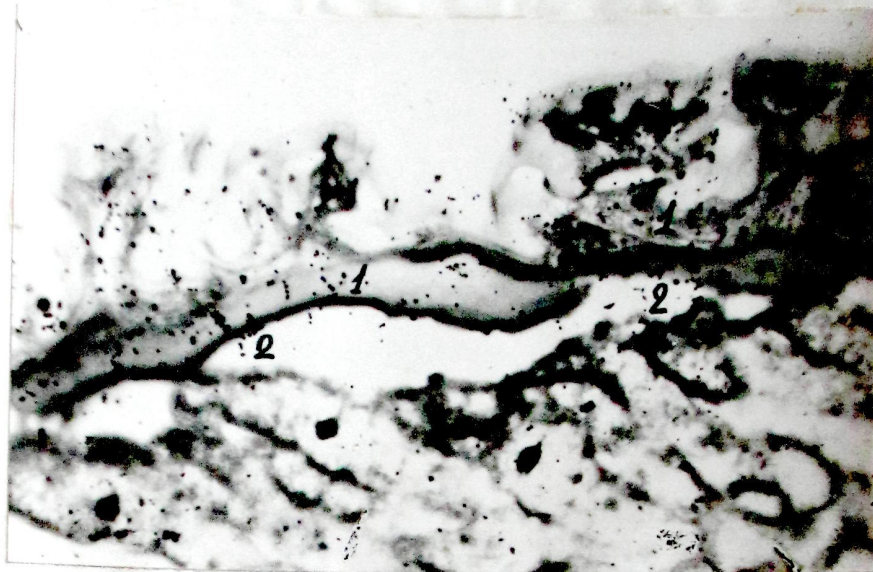


Фото 11. Симпласты зоны ван Бенедена через 6 часов после введения аскаридам S^{35} -сульфата натрия. Показано накопление метки в симпластах (1) и ее выведение в просвет половой трубки (2). 40 x 7.

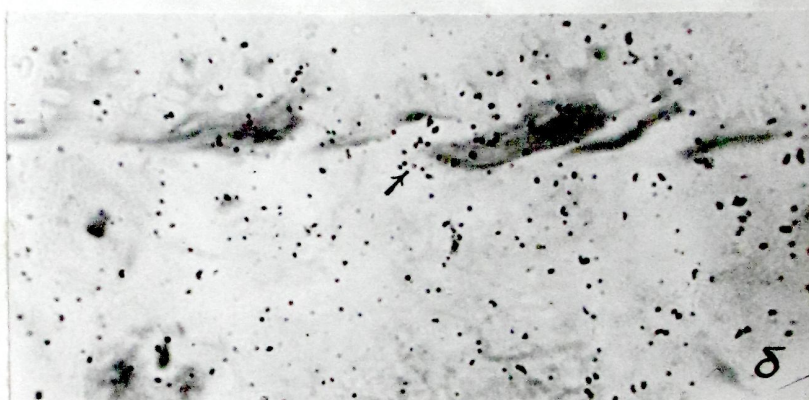
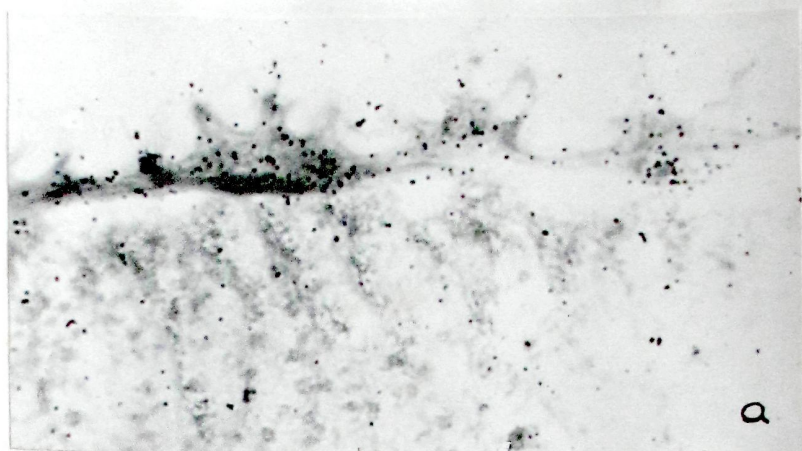


Фото 12. а - зона ван Бенедена через 3 часа
 после введения H^3 -глицина, макси-
 мальное включение в симпласты;
 б - через 24 часа метка появляется
 в просвете и непосредственно у апи-
 кальной поверхности симпластов (ука-
 зано стрелкой) . 40 x 7.

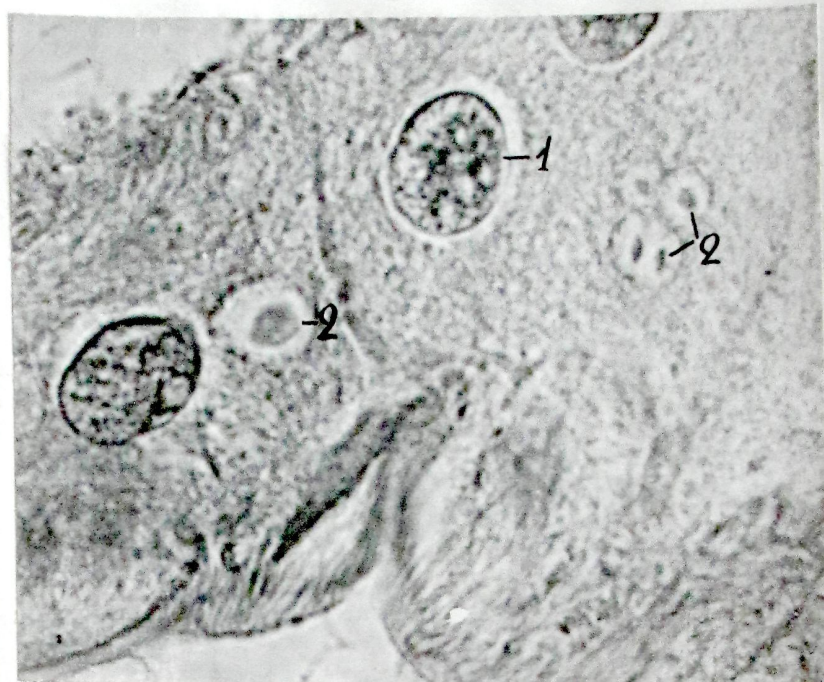


Фото 13. Эпителий яйцевода; выявление ДНК. Видно равномерное распределение ДНК по всему ядру (1); в цитоплазме — вакуоли, содержащие по одной плотной грануле (2).

Карнуа, реакция Фёльгена с докраской световым зеленым. 90 х 7.

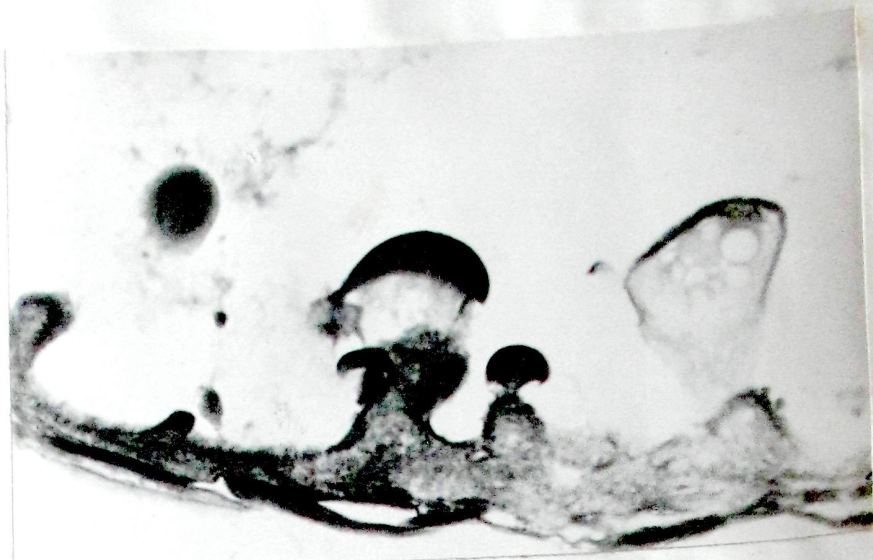


Фото 14. Эпителий яйцевода; окраска на суммарные белки. Показано макроапокриновое отделение секрета, содержащего в высокой концентрации белок.
Спирт-форм., прочный зеленый. 40 х 7.



Фото 15. Эпителий яйцевода; окраска на суммарные белки. Отделение белкового секрета сразу несколькими каплями с апикальной поверхности клеток.
Спирт-форм., прочный зеленый. 40 х 7.

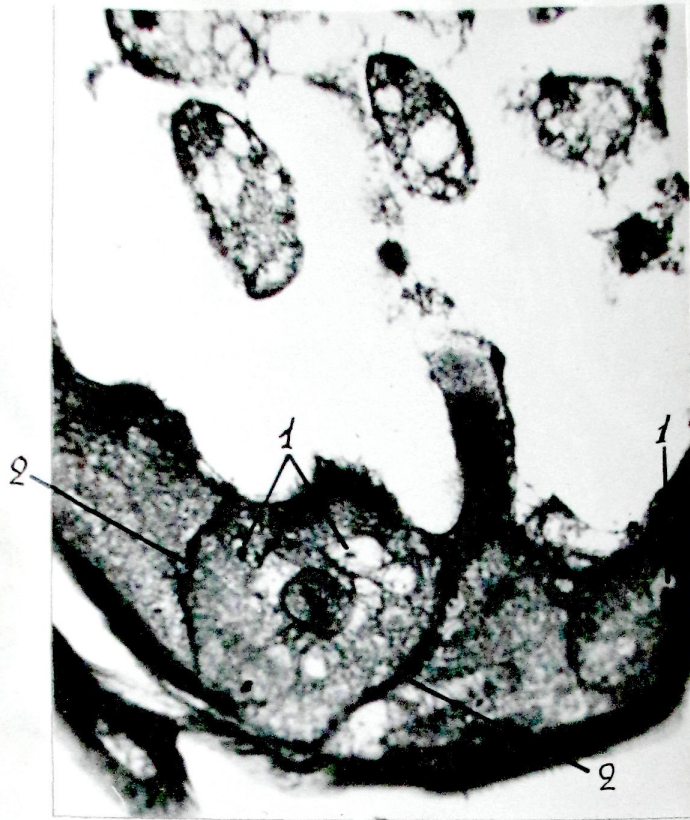


Фото 16. Эпителий яйцевода; реакция на тирозин, триптофан и гистидин. Гранулы в вакуолях (1) так же богаты этими аминокислотами, как и апикальная цитоплазма клеток; на этом снимке отчетливо видны границы эпителиальных клеток (2).

Карнуа, реакция тетразониевого сочетания. 40 x 7.

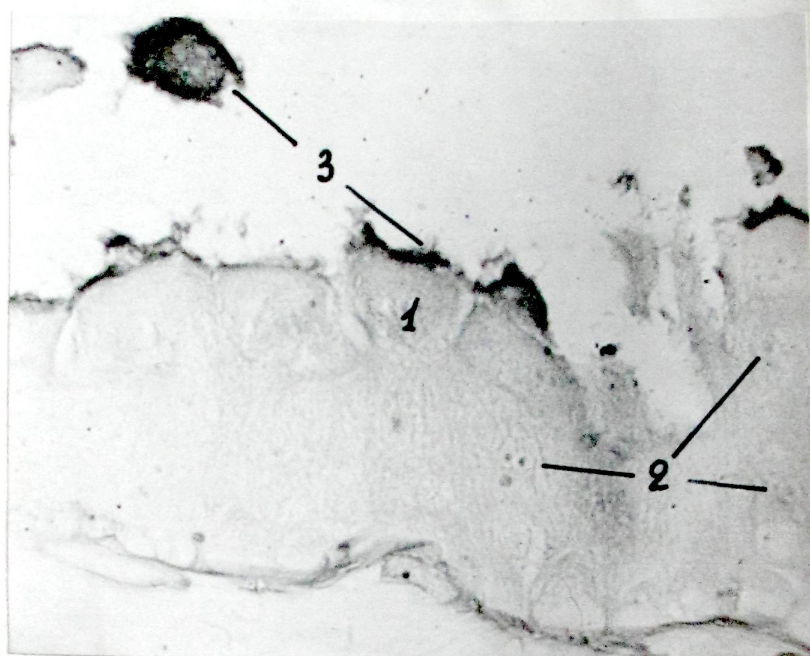


Фото 17. Эпителий яйцевода; выявление полисахаридов после удаления гликогена. Слабая реакция проявляется в цитоплазме (1), более отчетливая — в гранулах (2) и интенсивная — в просвете яйчника (3).

Карнуа, обработка птналином,
ШИК-реакция. 40 х 7.

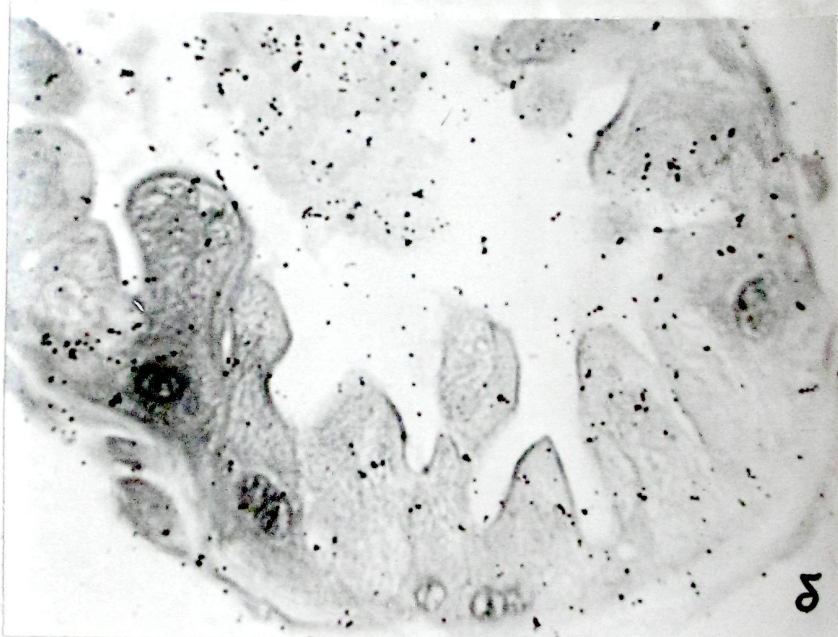
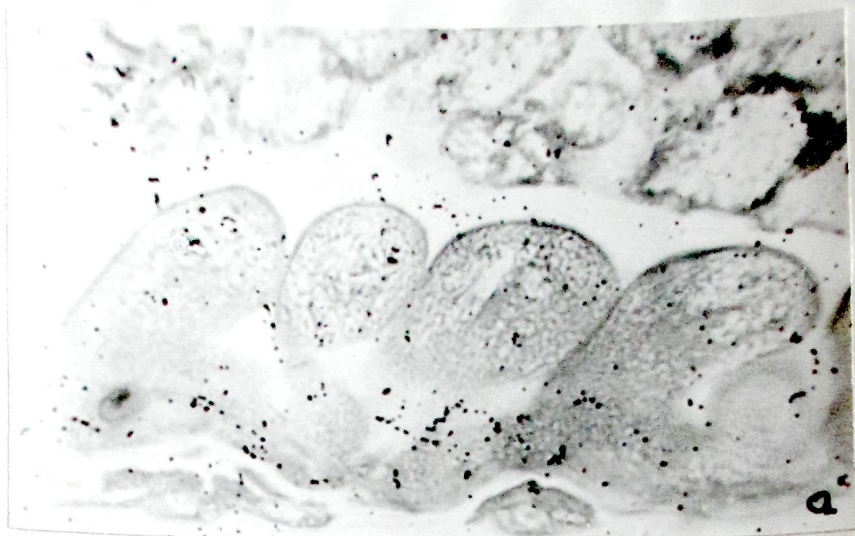


Фото 18. Яйцевод; включение S^{35} -сульфата натрия.
 а — через 6 часов после введения изотопа метка локализуется в эпителии с явным преимуществом в базальной половине клеток;
 б — к 24 часам радиоактивность появляется над просветом яйцевода. 40 x 7.

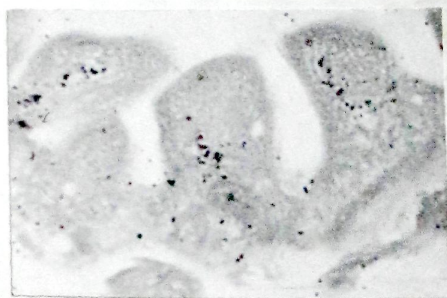
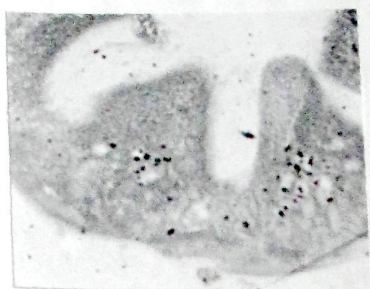
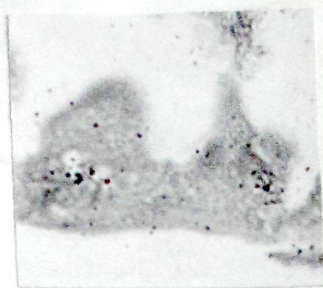


Фото 19. Включение H^3 -глицина в эпителий яйце-
вода через 5 мин. после его введения
аскаридам. Метка локализуется в вакуо-
лях и полостях, которые можно рассматривать
как каналы и цистерны эндоплазматической
сети. 40 x 7.

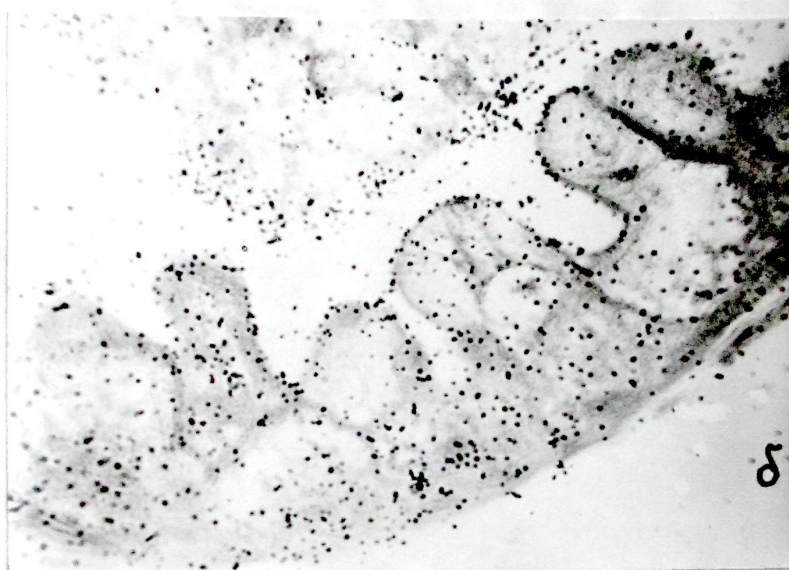


Фото 20. Яйцевод; включение H^3 -глицина.

а - максимальное включение, с преимуществом в базальную половину клеток, через 3 часа после введения изотопа;

б - через 6 часов базально-апикальный градиент распределения метки отсутствует. В обоих случаях видно выделение меченого белка в просвет яйцевода.
40 x 7.

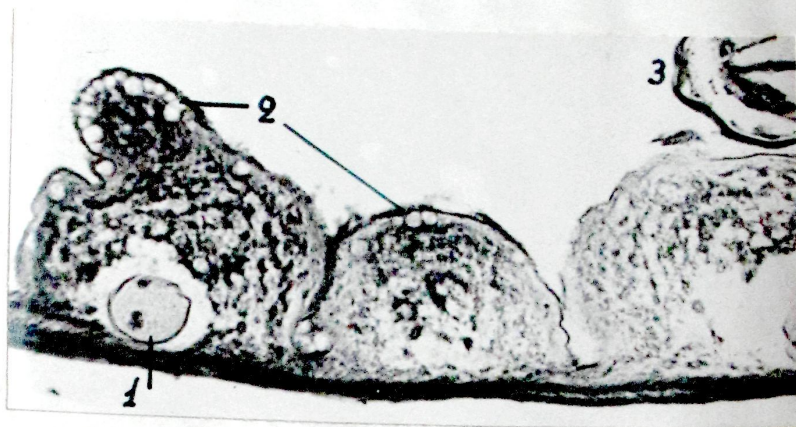


Фото 21. Эпителий матки. У одной клетки (слева)
 в срез попала апикальная шапочка.
 1 - ядро эпителиальной клетки;
 2 - секреторные вакуоли, расположенные
 у самой апикальной поверхности клеток;
 3 - яйцеклетки в просвете матки.
 Шампи, с последующим осмированием.
 40 х 7.

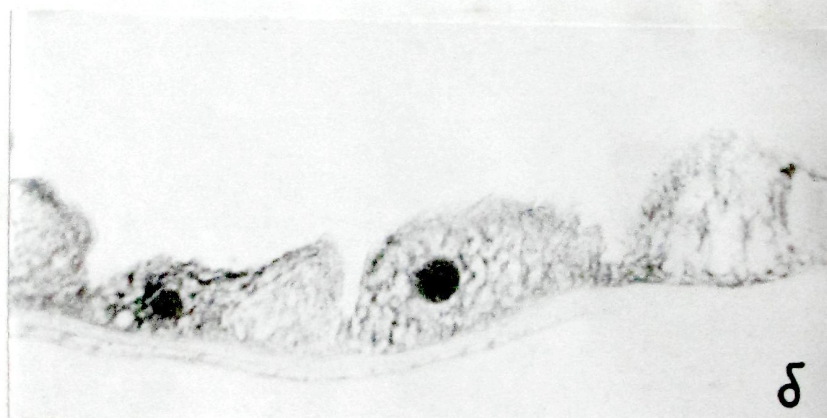


Фото 22. Эпителий матки; окраска на нуклеиновые кислоты. Концентрация РНК в цитоплазме клеток среднего отдела матки (а) значительно больше, чем в цитоплазме клеток проксимального отдела (б). Препараты сделаны с одной и той же аскариды и сфотографированы в одинаковых условиях.

Карнуа, галлоцианин. 40 x 7.

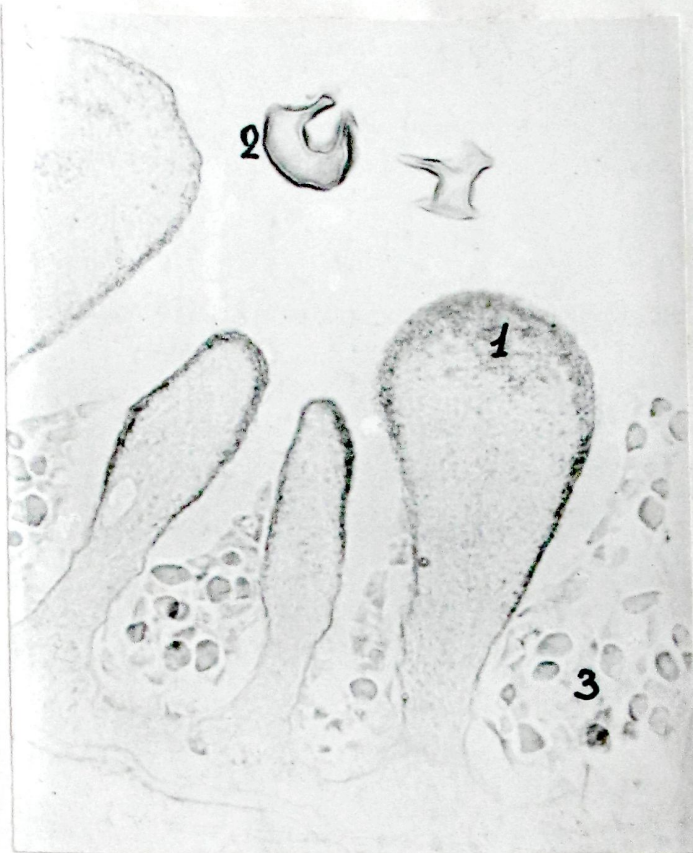


Фото 23. Матка; окраска на кератиноподобные белки. Зерна кератина в самой апикальной зоне клеток (1); 2- интенсивно окрашенная третичная оболочка яйцеклетки; между эпителиальными клетками сперматозоиды (3).

Бранка-Васюточкин, основной коричневый.
40 х 7.

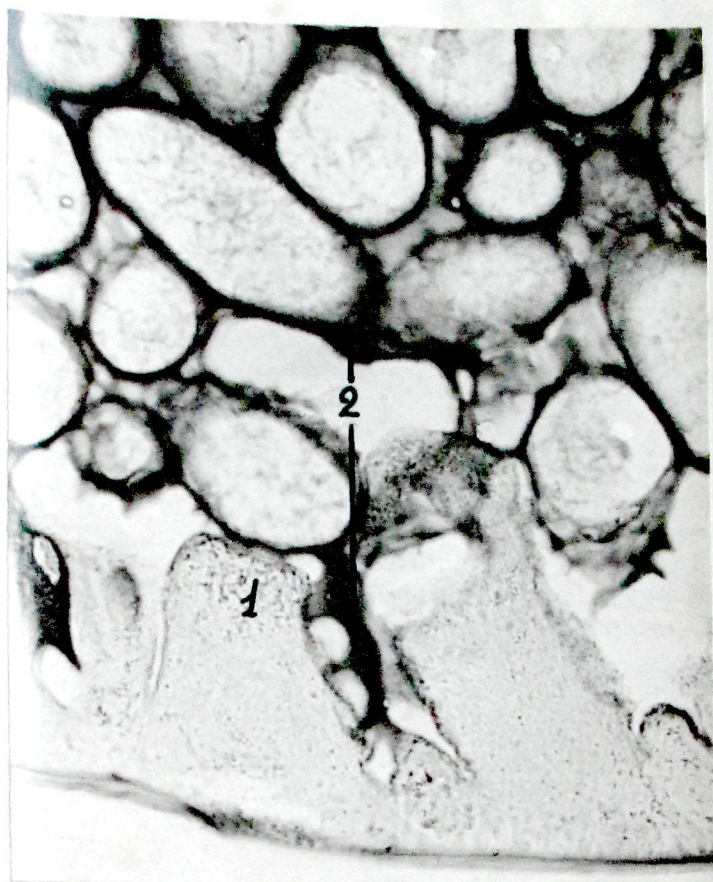


Фото 24. Матка; выявление полисахаридов после удаления гликогена. В эпителиальных клетках (1) количество полисахаридов незначительно, но в просвете — между эпителиальными клетками и между яйцеклетками (2) — реакция очень интенсивная; наивысшая концентрация полисахаридов отмечается в третичных оболочках яиц.

Карнуа, обработка птиалином, ШИК-реакция.
40 x 7

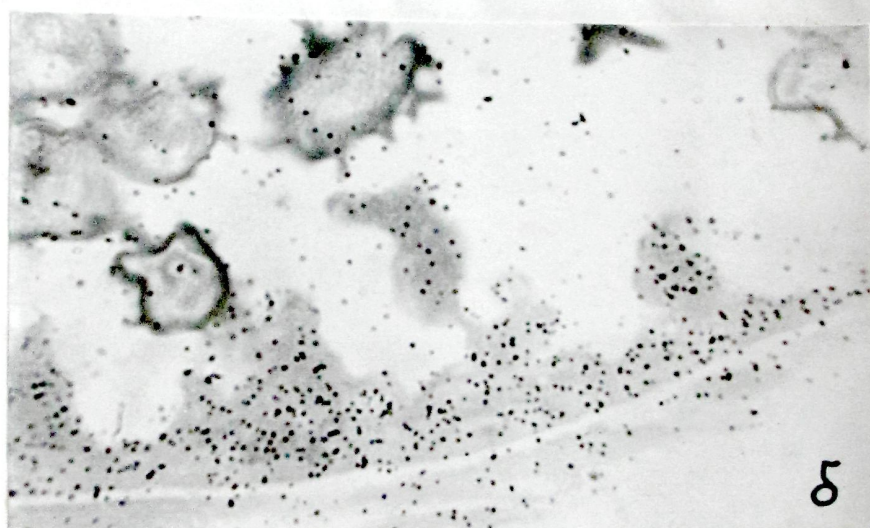
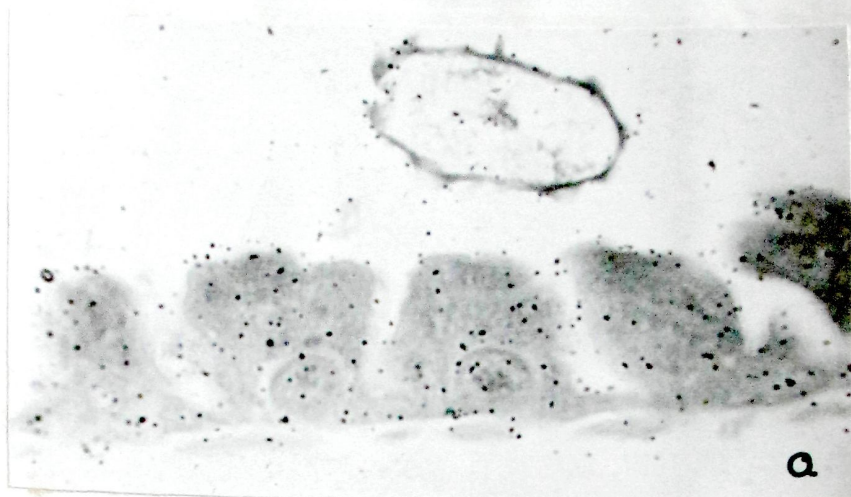


Фото 25. Эпителий матки через 3 часа после введения H^3 -глицина.

а - средний отдел матки;

б - проксимальный отдел.

Включение изотопа в эпителий проксимального отдела происходит значительно активнее, чем в эпителий среднего отдела матки . 40 х 7.

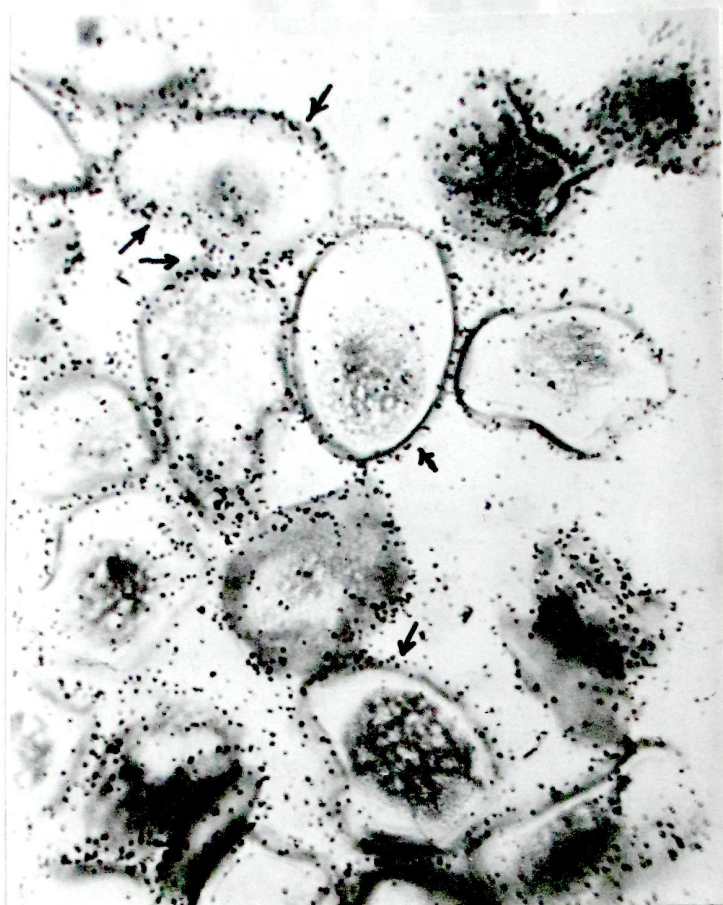


Фото 26. Просвет среднего отдела матки через 24 часа после введения аскаридам H^3 - глицина. Метка концентрируется в третичных яичевых оболочках (указано стрелками). 40 x 7.



Фото 27. Влагалище; окраска на суммарные белки.

- 1- мышечный слой;
- 2- эпителий;
- 3- кутикула.

Спирт-форм., прочный зеленый. 40 x 7.

Табл. 1

Включение S^{35} -сульфата натрия
в различные отделы половой трубки
аскариды (кол-во треков на 84 мк²) *

Отдел половой трубки	N аск.	6 час.	24 час.
Зона ван Бенедена	1	2,5	3,9
	2	4,1	0,8
Яйцевод	1	0,8	1,8
	2	2,2	0,8
Семеприемник	1	0,8	2,3
	2	1,5	0,8

* 0,8 - количество треков, равное фону.

* На более ранних сроках, чем 6 и 24 часа,
достоверного включения не обнаружено.

Табл. 2

Включение Н-ганцина в различные отделы половой трубки аскариды (количество трехов на 84 мк²) *

Отдел половой трубки	Накариды	15	1 час.			3 час.			просвет	6 час.			просвет	24 час.			просвет	
		эпителий общее	эпителий			эпителий				эпителий				эпителий				
			баз.	апик.	общ.	баз.	апик.	общ.		баз.	апик.	общ.		баз.	апик.	общ.		
Зона ван Бенедена	1	—			—	2.8	3.0	2.9	—			1.0	—			2.6	—	
	2	—			—			4.8	—	материал пропал						1.9	—	
	3	—			—			—	—			1.74	—			1.0	—	
Яйцевод	1	1.3			—	7.5	5.8	6.7	1.2	2.9	2.7	2.8	3.7			4.1	7.7	
	2	—	5.6	2.8	4.2	5.3	3.8	4.5	0.8	материал пропал						2.8	6.6	
	3	—	2.0	0.9	1.4	16.9	8.8	12.9	10.7	6.8	6.0	6.4	10.2			4.7	9.7	
Семяприемник	1	1.3			—	4.8	3.7	4.2	1.5	5.0	4.2	4.6	4.1			4.6	8.7	
	2	—	2.4	1.1	1.8	3.9	2.7	3.3	1.0	материал пропал				осемененная самка. (не учитывалась)			9.0	2.0
	3	—	1.3	0.9	1.1	6.7	4.1	5.4	1.1	2.8	2.8	2.8	5.7			1.8	1.5	
Матка, дистальный отд. (задний)	1	2.0			—			3.3	6.1			2.1	4.1			2.6	5.5	
	2	—			0.9			2.0	2.2	материал пропал						1.2	4.6	
	3	—	1.00±0.50		2.1	1.17±0.46		2.3	3.9	4.07±1.03		1.1	1.8	0.27±0.23		1.3	4.8	
Матка, средний отд. (средний)	1	2.4			—			2.1	2.7			1.2	3.3			1.4	6.2	
	2	—			1.0	1.22±0.13		1.6	1.1	материал пропал						1.4	8.9	
	3	—	1.13±0.31		2.2	клетки имеют сходство с клетками дистального отдела	6.0	4.0	2.60±0.73		1.4	4.4	1.13±0.31		3.23±0.32		1.4	5.5
Матка, проксимальный отд. (передний)	1	1.4			2.6			7.0	0.9			1.1	1.0			1.4	1.3	
	2	—			1.0			4.4	2.7	материал пропал						1.2	1.2	
	3	—	0.20±0.30		1.8	1.20±0.46		6.5	2.0	1.27±0.52		3.4	4.4	2.17±0.38		1.3	1.2	
Влагалище	1	—			1.2			2.5				1.2				1.0		
	2	—			1.0			4.6		материал пропал						0.7		
	3	—			—			2.9				1.4				1.1		

* Прочерк означает количество трехов, равное фонку (0.5); при подсчете среднего арифм. учитывалось как обычный результат, например: влагалище, 1 час; $\bar{x} = (2 \cdot 10 + 0.5) / 2$.

